ISSN 0181

CRYPTOGAMIE

BRYOLOGIE LICHENOLOGIE

TOME 5 Fascicule 4 1984

LABORATOIRE DE CRYPTOGAMIE
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
12 RUE DE BUFFON, 75005 PARIS

PUBLICATION TRIMESTRIELLE SUBVENTIONNÉE PAR LE CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

CRYPTOGAMIE
BRYOLOGIE-LICHÉNOLOGIE

ANCIENNE REVUE BRYOLOGIQUE ET LICHÉNOLOGIQUE

Fondée par T. HUSNOT en 1874
Directeur : Mme S. JOVET-AST
Rédaction : Mme H. BISCHLER, M. D. LAMY
Éditeur : A.D.A.C.

MANUSCRITS

Les instructions aux auteurs sont disponibles sur demande auprès de la Rédaction. Les auteurs sont priés d'adresser leurs manuscrits (en double exemplaire) à la Rédaction de CRYPTOGAMIE, Bryologie et Lichénologie, Laboratoire de Cryptogamie, 12 rue Buffon, 75005 Paris.

Les tirages à part et les planches photographiques sont à la charge des auteurs.

ABONNEMENTS ANNUELS

Prix de l'abonnement 1985 : France . . . . 260 F - Étranger . . . 300 F

Prière de bien vouloir envoyer le montant par chèque bancaire ou par chèque postal libellé à l'ordre de : CRYPTOGAMIE Bryologie et Lichénologie, et adressé à :

CRYPTOGAMIE Bryologie et Lichénologie
Laboratoire de Cryptogamie
12, rue Buffon, 75005 Paris.
C.C.C. PARIS n° 4.481 - 43 T

CRYPTOGAMIE, Bryologie - Lichénologie est indexé par *Biological Abstracts, Chemical Abstracts, Bulletin signalétique du CNRS.*

CRYPTOGAMIE

BRYOLOGIE
LICHÉNOLOGIE

TOME 5 Fascicule 4 1984



Ouvrage publié avec le concours du Centre National de la Recherche Scientifique

CONTRIBUTION A LA RÉVISION DE LA SYSTÉMATIQUE DES USNÉES (ASCOMYCOTINA, *USNEA*) D'EUROPE

I. – *USNEA FLORIDA* (L.) WIGG. EMEND. CLERC

P. CLERC*

RÉSUMÉ. — L'étude morphologique, chimique, et anatomique de plus de 1200 spécimens en provenance de l'Europe entière a permis de reconsidérer sous un œil nouveau la systématique des taxons appartenant au groupe d'*Usnea florida*. *Usnea florida* (L.) Wigg. emend. Clerc est défini et délimité par rapport à *U. rigida* s. l. La distribution ainsi que l'écologie de ce taxon sont discutées. *Usnea florida* ssp. *arbuscula* Mot., *U. florida* ssp. *fagofila* Mot., *U. florida* ssp. *pseudostrigosa* Mot. et *U. tominii* Räs. sont mis en synonymie d'*U. florida* (L.) Wigg. emend. Clerc. *U. florida* ssp. *fistulosa* Mot., *U. florida* ssp. *floridula* Mot. et *U. florida* var. *rubrireagens* Vezda n'appartiennent pas à *U. florida*.

SUMMARY. — The screening of morphological, anatomical and chemical characters of more than 1200 specimens selected from all over Europe has provided a new basis for the systematics of the *Usnea florida* group. *Usnea florida* (L.) Wigg. emend. Clerc is defined, its ecology and distribution are discussed. *U. florida* ssp. *arbuscula* Mot., *U. florida* ssp. *fagofila* Mot., *U. florida* ssp. *pseudostrigosa* Mot. and *U. tominii* Räs. are considered synonymous with *U. florida* (L.) Wigg. emend. Clerc. *U. florida* ssp. *fistulosa* Mot., *U. florida* ssp. *floridula* Mot. and *U. florida* var. *rubrireagens* Vezda are excluded from this species.

INTRODUCTION

Parmi les lichens à thalle fruticuleux, ce sont certainement les usnées qui en sont les représentants les plus caractéristiques et les plus frappants. Paradoxalement cependant, ce sont également ceux dont la systématique est la moins claire et la plus contestée. Le travail de référence sur ce genre est aujourd'hui encore la monographie de MOTYKA (1936-38). Depuis cette date, aucun travail systématique sérieux concernant les espèces européennes, comprenant l'étude de la chimie et de la morphologie d'un grand nombre de spécimens répartis sur une aire géographique suffisamment grande n'a été effectué. Or, en lichénologie, le concept de l'espèce a depuis ces vingt dernières années passablement

* Systematisch-geobotanisches Institut der Universität Bern, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern.

Cryptogamie, Bryol. Lichénol. 1984, 5, 4 : 333-360.

évolué. Ainsi la définition moderne d'une espèce appartenant à un groupe critique se doit de nos jours de prendre en considération l'ensemble de sa variabilité morphologique, chimique et anatomique, ceci dans la majeure partie de son aire de distribution. De nouvelles méthodes d'étude sont également apparues, telles entre autres la chromatographie sur couche mince, la chromatographie liquide à haute pression ou la spectrométrie de masse, permettant d'étudier en détail les métabolites secondaires fabriqués par le mycobionte et apportant ainsi une aide considérable au systématicien. SWINSCOW & KROG (1974-1979), en Afrique de l'est, ont été les premiers à étudier les usnées sur le terrain de manière moderne, en récoltant des populations et soumettant ensuite celles-ci à des analyses chimiques et morphologiques détaillées, sur la base d'un concept taxonomique moderne.

Les usnées étudiées dans le présent travail correspondent aux espèces portant de nombreuses apothécies, sans soralies. Le thalle est typiquement érigé à subpendant mais peut dans des conditions optimales atteindre pour certaines espèces quelque 30 cm de long. Par rapport à la classification donnée par MOTYKA (1936-38), ces usnées appartiennent aux sous-sections *Floridae* Mot., *Tortuosae* Mot. et *Dasypogae* Mot. de la section *Barbatae* Mot. Il s'agit de : *Usnea carpatica* Mot., *U. faginea* Mot., *U. florida* (L.) Wigg., *U. glauca* Mot., *U. hapalotera* (Harm.) Mot., *U. harmandii* Mot., *U. intermedia* Mot. *U. montana* Mot., *U. neglecta* Mot., *U. protea* Mot., *U. rigida* (Ach.) Röhl., *U. smaragdina* Mot., *U. tortuosa* Mot. et *U. uncinulata* Mot. L'analyse chromatographique de plus de 1200 individus faisant partie de ces diverses espèces a montré qu'il existe deux groupes bien distincts : l'un produisant dans la médulle des méta- et paradepsides de la série du β-orcinol et l'autre produisant des depsidones. Le premier groupe correspond à *Usnea florida* (L.) Wigg. emend. Clerc (= *U. florida* s. str. tout au long de cet article) et le second aux autres espèces citées ci-dessus que je réunirai ici sous le nom d'*Usnea rigida* s. l. en attendant une étude plus détaillée. Le but de cet article est de dissiper la confusion actuelle existant au sujet d'*U. florida* s. str. en apportant les principaux caractères diagnostiques de ce taxon et en le délimitant par rapport aux espèces apparentées.

MÉTHODES ET MATÉRIEL

Les échantillons analysés au cours de cette étude proviennent des herbiers suivants : ANGUC, BERN, BM, BONN, BP, G, GZU, H, LAU, LBL, LISU, M, MARS, O, PR, REN, S, TO, W, Z, ZT, de quelques collections privées : J. Asta (F-Grenoble), H. Bibinger (D-Ehingen), P. Fintan (CH-Engelberg), F. Pape (F-Gaillard), A. Schäfer-Verwimp (D-Kressbronn), R. Türk (A-Salzburg) ainsi que des récoltes effectuées par l'auteur.

Le numéro accompagnant chaque échantillon cité dans le texte correspond à celui de l'analyse chromatographique. Il est fixé sur les enveloppes d'herbier. Tout le matériel cité dans cet article a été analysé au moyen de la chromatographie sur couche mince selon la méthode standardisée de CULBERSON &

AMMANN (1979). Le solvant B a été modifié selon les indications de WALKER & JAMES (1980). Tous les spécimens dont la chimie est particulière (groupe chimique ou substance rares, «hybrides», etc.) ont été analysés une deuxième fois, voire une troisième fois.

Les tests avec les réactifs chimiques ont été effectués avec les solutions suivantes :

K : une solution aqueuse à 10 % d'hydroxyde de potassium; P : quelques cristaux de paraphénylène diamine dans 1 ml d'une solution alcoolique à 95 %; C : une solution d'eau de javel concentrée à 13-14 %.

Pour les observations anatomiques, le matériel est d'abord trempé une nuit durant dans une solution contenant de l'invadine, de l'eau distillée et de l'éthanol pur (1/10/11) (WETMORE 1960). Les coupes d'une épaisseur de 15 µm sont ensuite effectuées à l'aide d'un cryotome de la firme Leitz et préparées sur un porte-objet soit dans du bleu lactique, soit dans de l'eau. Les spores ont été mesurées dans l'eau. Pour ce faire une légère pression a été appliquée sur le couvre-objet afin de libérer un maximum de spores mûres. Seules ces dernières, c'est-à-dire celles qui sont de forme régulière avec un cytoplasme légèrement coloré remplissant tout l'intérieur de la spore, ont été prises en considération. Pour chaque thalle étudié, une seule apothécie a été coupée et 30 spores mesurées.

Pour les mesures de l'épaisseur du cortex, de la médulle et de l'axe central, la partie la plus épaisse d'une branche primaire est tranchée jusqu'au milieu sur quelques millimètres dans le sens de la longueur (fig. 1), à l'aide d'une lame de rasoir et les mesures effectuées avec un binoculaire pourvu d'une échelle micrométrique sous un grossissement de 50 x. Les paramètres suivants sont ensuite calculés (voir fig. 1) :

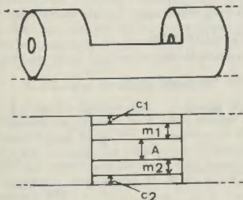


Fig. 1. – Coupe longitudinale d'une branche primaire pour mesurer l'épaisseur du cortex (c), de la médulle (m) et de l'axe central (A).

$(c1 + c2) / 2 = C$ $(m1 + m2) / 2 = M$ $A + 2M + 2C = B$

$\%C = (C/B) \times 100$ $\%M = (M/B) \times 100$ $\%A = (A/B) \times 100$

Dans la mesure du possible, ces mesures ont été faites sur deux voire trois branches primaires. Dans ce cas c'est la moyenne arithmétique des paramètres calculés (% C, % M, % A) qui a été employée.

RÉSULTATS

CHIMIE

1. Analyses chromatographiques

L'analyse chromatographique d'environ 460 échantillons d'*Usnea florida* s. str. en provenance de l'Europe entière a permis de mettre en évidence de nombreuses substances issues du métabolisme secondaire du mycobionte. Des informations complémentaires notamment sur la structure de ces composés sont données dans CULBERSON (1969, 1970) et CULBERSON et al. (1977).

L'acide usnique est présent en quantités diverses dans le cortex de toutes les plantes étudiées. Il est accompagné visiblement dans environ 20 % des cas par l'atranorine, souvent à l'état de trace.

Les substances médullaires de cette usnée peuvent être réunies en 4 principaux groupes chimiques basés sur la présence d'une substance principale accompagnée ou non de composés accessoires. Ces groupes sont indiqués dans le tableau 1.

Composés principaux	Composés accessoires	Nombre de spécimens analysés	%
1. Acide thamnolique	± ac. hypothamnolique	410	89,5
	± ac. diffractaïque		
	± ac. bourgéanique		
	± ac. squamatique (1 cas)		
2. Ac. squamatique	± ac. bourgéanique	35	7,6
3. Pas de substances produites		11	2,4
4. Ac. hypothamnolique		2	0,5

Usnea florida s. str. produit 4 composés du type para- et méta-depside de la série du β-orcinol :

L'acide thamnolique (meta-depside) est la substance majeure chez ce lichen puisqu'on le trouve dans environ 90 % des spécimens analysés.

L'acide hypothamnolique (meta-depside), lorsqu'il est présent, accompagne presque toujours l'acide thamnolique, sauf dans de rares cas où il constitue le composé principal.

L'acide squamatique (para-depside) est la substance principale de remplacement de l'acide thamnolique. Dans un échantillon (BERN-155A, A-Kärnten) on les rencontre tous les deux.

L'acide diffractaïque (para-depside) est présent dans moins de un pour cent des plantes analysées, et ceci toujours avec l'acide thamnolique.

Deux autres types de substances sont encore synthétisées par *U. florida* s. str. :

– un acide aliphatique, l'acide bourgéanique (Evans's substance H), présent dans 7 % des spécimens analysés et toujours accompagné soit par l'acide thamnolique, soit par l'acide squamatique (un seul cas). Cet acide gras accompagne également l'acide diffractaïque chaque fois que ce dernier a été mis en évidence;

– l'acide alectorialique, qui est une substance particulière pour les deux raisons suivantes : 1. C'est un ester de benzyle s'apparentant à l'acide barbatolique. CULBERSON (1969) indique que cette dernière substance pourrait être une alternative biosynthétique à la formation de l'acide haemathamnolique; 2. Il se trouve dans les apothécies et pourrait selon BRODO (1978) être l'expression du potentiel génétique particulier des tissus fertiles au moins partiellement dicaryotiques.

Il est souvent accompagné par une substance inconnue U1 visible à 254 nm et formant une tache rosâtre après oxydation avec H_2 SO_4 10 % dans les classes de Rf suivantes : 3/5/2-3.

L'acide alectorialique se rencontre dans tous les groupes chimiques mis en évidence chez *U. florida* s. str., au total dans 90 % de tous les spécimens étudiés. Ce pourcentage est probablement plus élevé étant donné que cet acide peut être présent dans certaines apothécies et absent dans d'autres sur le même individu. En conséquence ce dernier acide se révèle être avec l'acide thamnolique le composé principal et diagnostique pour *U. florida* (L.) Wigg. s. str.

2. Tests avec les réactifs chimiques

P-phénylènediamine (Pd). – L'acide thamnolique et l'acide salazinique réagissent tous les deux de la même manière à ce réactif : Pd + jaune ⟶ jaune orangé à rouge orangé. Plus la concentration de l'acide est élevée, plus la réaction tire vers le rouge. En conséquence la réaction Pd sur le bord des apothécies (médulle apparaissant librement tout autour du disque) n'est pas un caractère diagnostique pour séparer *U. florida* s. str. d'*U. rigida* s. l. comme l'indique pourtant WIRTH (1980).

Par contre, le disque des apothécies d'*U. florida* s. str. réagit généralement Pd + jaune. Cette réaction est due à l'acide alectorialique présent dans l'épithécium ou l'hyménium. Si cette dernière réaction est négative, il faut tester plusieurs apothécies.

Le disque des apothécies d'*U. rigida* s. l. réagit toujours Pd –.

Hydroxyde de potassium (K). – Même réactions qu'avec Pd, sur le bord des apothécies quoiqu'un peu moins vives. Le disque des apothécies d'*U. florida* s. str. réagit généralement K ⩽ légèrement jaune (ac. alectorialique), alors que celui d'*U. rigida* s. l. ne réagit pas du tout.

Hypochlorite de sodium (C). – *Usnea florida* s. str. : disque des apothécies généralement C + légèrement rosâtre, KC + rose rougeâtre (ac. alectorialique).
U. rigida s. l. : disque des apothécies C –, KC –.

Lampe UV. – Chez les thalles contenant l'acide squamatique, les terminaisons, les fibrilles ou les cils des apothécies dont la médulle est mise à nu réagissent distinctement UV ++ blanc.

DESCRIPTION ET DÉLIMITATION DE *U. FLORIDA* S. STR.

La couleur du thalle. – Diverses opinions ont été émises sur l'importance systématique de la couleur du thalle chez les lichens fruticuleux (MOTYKA 1947, BRODO & HAWKSWORTH 1977, SWINSCOW & KROG 1978). Tout en décrivant ce caractère et en admettant que certaines espèces peuvent avoir une coloration caractéristique, son importance dans la systématique des usnées semble limitée pour les raisons suivantes :

– l'existence de grosses difficultés inhérentes aux différentes interprétations personnelles;

– le manque de données actuelles concernant l'origine et la structure chimique de cette pigmentation. RUNDEL (1969) indique par exemple que la couleur jaune chez *Cladonia subtenuis* n'est probablement pas due à l'acide usnique contenu dans le cortex;

– sur le terrain, dans une même station, les diverses populations d'usnées ont souvent la même couleur;

– les usnées changent plus ou moins rapidement de teinte en herbier, de façon différente à l'intérieur d'une même espèce.

Les couleurs indiquées ci-dessous sous une forme numérique sont données d'après KORNERUP & WANSCHER (1978). Une teinte vert grisâtre assez claire (30B5) semble être sur le terrain caractéristique pour *U. florida* s. str. A l'intérieur d'une population elle peut varier du plus clair (30B5) au plus foncé (30DA) et le jaune peut apparaître à un degré plus ou moins fort et donner au thalle une couleur légèrement jaune grisâtre (1B4). Les branches primaires, particulièrement les parties situées contre le substrat prennent une teinte plus foncée allant jusqu'au brun noirâtre. Il semble qu'il s'agisse là d'un processus nécrotique d'altération et de vieillissement. En herbier, la couleur peut rester très longtemps inchangée ou prendre assez rapidement une teinte jaune paille (3B4) et tourner au brun rougeâtre (7D6) au fil des années.

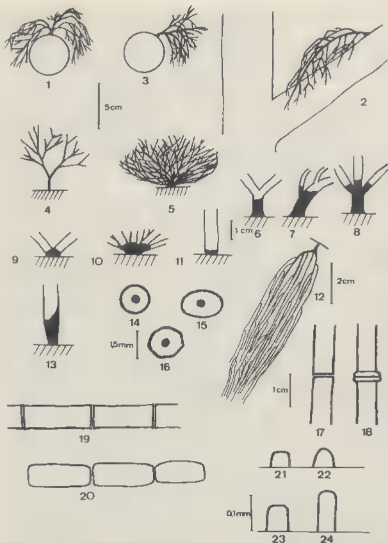
L'aspect général du thalle (Pl. 1). – La position du point de fixation du thalle sur la branche ou le tronc joue un rôle très important sur la morphologie géné-

rale de cette usnée (Pl. 1 : 1-3). Ainsi si l'usnée est fixée sur la partie supérieure de la branche (Pl. 1 : 1), les ramifications à la base du thalle seront très divergeantes et la croissance se fera plutôt dans le sens de la largeur, alors que si le point de fixation se situe latéralement (Pl. 1 : 2-3), le thalle aura une forme plus allongée. Le nombre de branches primaires et secondaires qui est très variable joue également un rôle considérable dans l'aspect du thalle. *U. florida* s. str. possède ainsi un thalle érigé à subpendant, généralement rigide, long de (2-) 4-8 (-15) cm, formé soit d'une à deux branches primaires peu ramifiées lui donnant une allure fortement anisotome (Pl. 1 : 4), soit d'un grand nombre de branches primaires pourvues de très nombreuses ramifications lui donnant un aspect fortement isotome et buissonnant (Pl. 1 : 5), avec entre ces deux types extrêmes, toutes les formes intermédiaires possibles.

La base. — La base comprend le point d'attache du lichen au substrat ainsi que la partie inférieure, non ramifiée, du thalle. Elle peut être longue, le thalle ne se ramifiant qu'à quelques mm du substrat (Pl. 1 : 6-8) ou courte, la ramification se faisant alors immédiatement (Pl. 1 : 9-10). Chez *U. florida* s. str., la base est ordinairement longue (3-4 mm) et bien visible, parfois courte (1-2 mm) et peu marquée, toujours d'un noir carbonacé très distinct sur (1-) 2-4 (-8) mm, contrastant fortement avec la couleur des branches primaires (attention aux spécimens âgés et nécrotiques !). Si la base est courte, la couleur noire déborde sur ces dernières. La base n'est jamais brusquement rétrécie au point de fixation (Pl. 1 : 11).

Le type de ramification. — Les différents types de ramification chez les lichens fruticuleux sont décrits par ASAHINA (1956) et HAWKSWORTH (1972). Chez *U. florida* s. str., les ramifications sont soit sympodiales sur toute la longueur du thalle, soit dichotomes-isotomes près de la base et dichotomes-anisotomes à partir du milieu du thalle en direction des extrémités; elles naissent à angle droit les unes par rapport aux autres ou avec un angle d'environ 45 degrés, les branches s'écartent de façon caractéristiques les unes des autres avant de se recourber vers la pointe du thalle. Les branches ne sont ainsi jamais parallèles les unes aux autres sur presque toute la longueur et ne forment jamais de touffes ou de faisceaux allongés (Pl. 1 : 12).

Les branches primaires. — Elles sont définies comme étant celles qui prennent leur origine à la base du thalle formant la partie centrale de celui-ci (SWINSCOW & KROG 1978). Chez *U. florida* s. str., le nombre des branches primaires est très variable : (1-) 2-5 (-7); elles sont relativement épaisses : (0,6-) 1,2-1,5 (2,5)mm, le diamètre le plus grand se situant toujours près de l'endroit où elles prennent naissance, diminuant ensuite très lentement en direction des extrémités du thalle. Si elles peuvent être parfois fusiformes (Pl. 1 : 8, 13), elles ne sont cependant jamais brusquement rétrécies à la base. Elles sont rigides, plus ou moins droites, normalement cylindriques (Pl. 1 : 14), assez souvent légèrement aplaties (Pl. 1 : 15), parfois déformées et alors munies d'arêtes peu prononcées (Pl. 1 : 16), mais elles n'ont jamais, du moins à l'état sec, un aspect boursoufflé, irrégulièrement gonflé ou encore articulé (attention aux spécimens âgés et nécrotiques !).



Pl. I. — Les dessins de cette planche ont été exécutés d'une manière caricaturale afin de faire ressortir les caractères morphologiques importants. 1 et 2 : thalle subpendant. 3 : thalle érigé. 4 : thalle anisotome. 5 : thalle isotome buissonnant. 6, 7 et 8 : base longue. 9 et 10 : base courte. 11 : base brusquement rétrécie. 12 : branches primaires et secondaires longuement parallèles les unes aux autres. 13 : branche primaire fusiforme. 14 : branche primaire circulaire. 15 : branche primaire légèrement aplatie. 16 : branche primaire ± déformée. 17 : fracture circulaire fine. 18 : fracture circulaire annulaire (excrétion d'oxalate de calcium). 19 : segments ± rectangulaires. 20 : segments ± gonflés ou ± articulés. 21, 22 et 23 : papilles verruqueuses. 24 : papille cylindrique.

Sans fovéoles, perforations, dépressions ou enfoncements quelconques du cortex, les branches primaires de *U. florida* s. str. sont distinctement compartimentées par des fractures annulaires du cortex. Ces fractures peuvent être très minces, apparaissant alors comme des fentes peu visibles, sans extrusion de matériel médullaire (Pl. 1 : 17) ou épaisses et plus ou moins distinctement annelées (Pl. 1 : 18), ceci étant certainement dû à un phénomène de croissance de la médulle lié à l'excrétion de l'oxalate de calcium qui retrousse le cortex au niveau de la fracture, donnant à cette dernière un aspect très typique. Les segments ainsi délimités par ces deux types de fractures ne sont jamais distinctement plus épais en leur milieu et ont des extrémités soit parallèles à la direction de la branche, soit plus ou moins fortement retroussées vers l'extérieur (Pl. 1 : 19), mais jamais ou très rarement tournées vers l'intérieur de la branche (Pl. 1 : 20) (attention cependant aux spécimens âgés et nécrotiques!). L'axe central n'est en général pas visible entre les segments.

Branches secondaires. – Naissant sur les branches primaires, elles se ramifient à leur tour généralement de façon anisotome-dichotome. Elles sont rarement fusiformes, jamais brusquement rétrécies à la base, moins épaisses que les branches primaires : (0,5-) 0,7-1,0 (-1,5) mm, leur plus grand diamètre se situant tout près de leur point d'origine. Elles sont droites ou légèrement incurvées. Pour les autres caractéristiques voir les branches primaires.

Terminaisons. – Normalement peu nombreuses, puisque presque toutes les branches se terminent par une apothécie, elles sont courtes et épaisses, jamais capillaires, ne poussant jamais longuement au-delà de la position occupée par les apothécies.

Fibrilles et spinules. – SWINSCOW & KROG (1978) ont défini les spinules et les fibrilles comme étant de petites branches courtes, contenant un axe central et de la médulle, jusqu'à 3 mm de long pour les premières et plus de 3 mm de long pour les secondes. Cette définition est ici considérée comme étant statique et arbitraire car les fibrilles sont certainement un stade de croissance plus avancé des spinules. Nous laisserons donc le terme de spinules pour ne parler que de fibrilles même si ces dernières sont plus courtes que 3 mm.

Les fibrilles chez *U. florida* s. str. sont éparses à généralement nombreuses, souvent régulièrement disposées sur les branches, donnant ainsi à celles-ci une apparence strigosée («fish-bone like»). De longueur très variable : (2-) 3-5 (-10) mm, elles peuvent être souples et recourbées ou rigides et droites, parfois toute dirigées vers les sommets du thalle.

Les papilles. – Généralement peu nombreuses et peu développées à la base des branches primaires, leur nombre et leur développement augmentent en se déplaçant vers les extrémités du thalle pour atteindre un maximum dans la région des apothécies. Elles sont du type verruqueux (Pl. 1 : 21-23), aussi épaisses que hautes ou jusqu'à une fois et demi plus hautes qu'épaisses. La forme de la partie supérieure des papilles semble très variable, arrondie à légèrement conique.

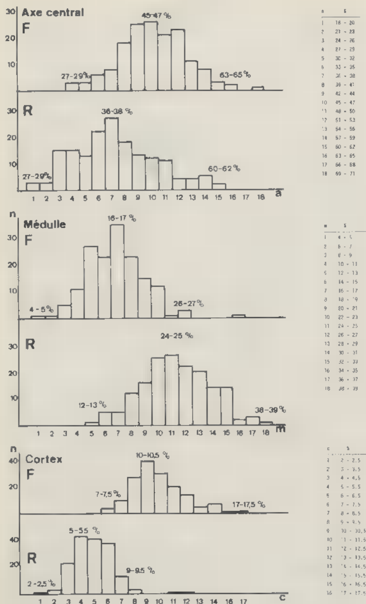


Fig. 2. — Histogramme représentant la distribution des mesures de l'épaisseur du cortex, de la médulle et de l'axe central pour *Usnea florida* s. str. (F) n = 158 et *Usnea rigida* s. l. (R) n = 166.

L'oxalate de calcium. – Le phénomène d'excrétion de l'oxalate de calcium est fort répandu chez les usnées (SCHADE & SEITZ 1970, SCHADE 1975) et jusqu'à aujourd'hui il ne semble pas qu'on ait pu lui attribuer une importance quelconque dans la systématique de ces lichens. En ce qui concerne *U. florida* s. str., quelques 60 % des spécimens étudiés montrent cette particularité, ceci dans l'Europe entière sans préférence pour une région déterminée. Chez la majeure partie d'entre eux, ce phénomène apparaît sous la forme d'anneaux blancs au niveau des fissures sur les branches primaires (Pl. 1 : 18), secondaires ou même terminales. Malgré le fait que ce phénomène d'excrétion semble également exister chez *U. rigida* s. l., comme le rapporte SCHADE (1975) pour *U. faginea* Mot., *U. glauca* Mot. et *U. rigida* (Ach.) Röhl., je n'ai que rarement pu l'observer chez les espèces de ce groupe.

Apothécies. – KUROKAWA (1981) souligne le fait que la grandeur des apothécies devrait recevoir plus d'attention dans les études taxonomiques. Cela ne semble cependant pas devoir être le cas pour *U. florida* s. str., chez lequel les apothécies, toujours très nombreuses, sont d'un diamètre moyen très variable : 1,5-8 mm, les plus grandes pouvant mesurer jusqu'à 13 mm. Elles sont généralement terminales à pseudoterminales et, si on les trouve également assez souvent à l'extrémité des fibrilles, elles sont par contre rarement latérales. Le cortex inférieur est lisse ou muni de papilles, parfois de fibrilles. Les cils possèdent les mêmes caractéristiques que les fibrilles, à un tel point que ces deux types de structures varient morphologiquement de façon absolument parallèle.

ANATOMIE

Structure interne des branches primaires

De nombreux lichénologues (MOTYKA 1936-38, TALLIS 1959, WATSON 1951) ont tenté de caractériser la structure interne de l'appareil végétatif des usnées et d'utiliser ces données pour séparer les espèces. Deux types de caractères ont été employés : a) l'épaisseur du cortex, de la médulle et de l'axe central; b) la structure de la médulle : dense ou lâche.

ASAHINA (1954) a le premier proposé une méthode décrivant les relations numériques entre le cortex, la médulle et l'axe central, connue sous le nom de rapport C : M : A. Ses inconvénients sont de ne pas mettre directement en évidence l'épaisseur du cortex et de fournir des résultats difficilement comparables dans le cas d'un grand nombre de mesures.

Une méthode beaucoup plus simple consistant à calculer l'épaisseur des différentes structures en pour cent du diamètre total de la branche primaire a été employée dans ce travail (voir méthodes). Ces valeurs sont ensuite reportées graphiquement sous la forme d'un simple histogramme. Les résultats obtenus doivent cependant être interprétés avec prudence pour les raisons suivantes :

– les coupes effectuées à la lame de rasoir ne mettent jamais idéalement à nu le centre de la branche;

– les mesures effectuées sous le binoculaire au grossissement 50 x restent

relativement imprécises;

— les résultats varient en fonction de l'endroit où l'on effectue la coupe. Il est important de toujours faire cette dernière là où les branches primaires sont les plus épaisses;

— on ne peut reproduire indéfiniment ces mesures au risque de trop endommager le thalle.

Ainsi certains spécimens n'ont été analysés qu'une seule fois, alors que deux voire trois mesures ont été effectuées sur d'autres individus. Dans ces conditions, les résultats obtenus en comparant *Usnea florida* s. str. avec les espèces du groupe d'*U. rigida* s. l. sont illustrés par la figure 2. Les résultats semblent assez nets en ce qui concerne le cortex. *U. florida* s. str. a un cortex généralement épais, occupant (7-) 9-12 (-17) % du diamètre de la branche, alors que celui des espèces appartenant à *U. rigida* s. l. occupe (2-) 5-7,5 (-9,5) % (1 spécimen à 12,5 %!) du diamètre de la branche. Pour la médulle et l'axe central, les résultats sont moins significatifs même si certaines tendances sont visibles.

La médulle tend à être plus mince chez *U. florida* s. str. : (4-) 10-21 (-27) % (1 spécimen à 35 %!) alors qu'elle semble plus épaisse chez *U. rigida* s. l. : (12-) 18-33 (-39) %. Inversément l'axe central tend à être plus épais chez *U. florida* s. str. : (27-) 39-53 (-71) % et moins épais chez *U. rigida* s. l. : (18-) 24-50 (-62) %. Des mesures effectuées sur des populations étudiées à Engelberg, en Suisse centrale, montrent les mêmes tendances. Le fait que chez *U. florida* s. str. le cortex et l'axe central soient épais est probablement à l'origine de l'aspect érigé du thalle ainsi que sa rigidité caractéristique. La structure de la médulle est très variable : compacte dans une grande partie des cas, il existe de nombreuses exceptions où elle est lâche à peu compacte, ceci variant fortement en fonction de l'endroit où l'on effectue la coupe.

Mesure des spores

Dans le genre *Usnea*, la dimension des spores n'a pratiquement jamais été utilisée comme caractère diagnostique. MOTYKA fournit dans sa monographie des valeurs qui sont pratiquement les mêmes pour toutes les espèces fruticuleuses. LYNGE (1921) semble avoir été le premier et le dernier à mesurer les spores de manière précise chez *Usnea*. Il décrit en effet qu'*U. florida* a des spores plus grandes et plus ellipsoïdales (9-13 x 5,5-8 μm) que celles des spécimens fertiles d'*U. sorediifera* Arn. (5,2-8,4 (10) x 4,2-6,6 μm). Ces valeurs correspondent bien à celles qui sont données ci-dessous.

A la suite des analyses chimiques, les spores appartenant à *U. florida* s. str. et à *U. rigida* s. l. ont été mesurées. La figure 3 illustre les résultats obtenus. Les spores se répartissent en fonction de leur longueur en deux groupes bien distincts, ceci malgré un écart assez petit (1-2 μm). Cette distribution est parallèle à celle mise en évidence par l'analyse chromatographique des spécimens. Les spores entre 8,5 et 11 μm de long, peu à moyennement ellipsoïdales correspondent aux thalles produisant les depsides de la série du β-orcinol et un ester de benzyle, c'est-à-dire *U. florida* s. str. Les spores entre 7 et 8,5 μm de long, rondes à courtement ellipsoïdales, correspondent aux thalles produisant des

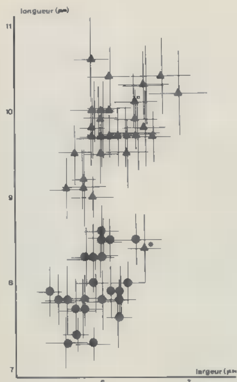


Fig. 3. – Représentation graphique de la dimension des spores pour *Usnea florida* s. str. (▲) et *U. rigida* s. l. (●). ▲* : spécimen «hybride» (Clerc 1074D), voir discussion. ▲° : *Usnea florida* (L.) Wigg. (BM-944 Lectotype). Chaque point représente la moyenne de 30 mesures de spores dans une apothécie. Les traits fins illustrent l'écart type.

depsidones ou seulement l'acide usnique, c'est-à-dire *U. rigida* s. l. Les spores du premier type se rencontrent également chez les individus morphologiquement semblables à *U. florida* s. str. mais ne produisant pas de depsides ou d'ester de benzyle (tableau 1, chiffre 5). Des mesures effectuées sur les populations d'Engelberg, portant sur 40 individus, ont montré les mêmes corrélations à une exception près (voir à ce sujet la discussion).

PARTIE SYSTÉMATIQUE

L'expérience m'ayant prouvé que les récoltes d'usnées sont généralement très hétérogènes, seule l'étude des holotypes permettra d'infirmer ou de confirmer définitivement ce qui suit, concernant certaines sous-espèces d'*Usnea florida* (L.) Wigg. pour lesquelles je n'ai eu que des isotypes à disposition.

Usnea florida (L.) Wigg. emend. Clerc

Primit. Flor. Holsat. : 91 (1780) - *Lichen floridus* L., Spec. Pl. ed. 1 : 1156 (1753).

Lectotype : Suède (?) (aucune indication), leg. Linné (?) (BM-944), chimie : acide thamnolique, ac. hypothamnolique, ac. bourgéanique, ac. alectorialique gr.; % C / % M / % A : 10 / 10/ 60; spores (μm) : 9- (9,9) - 10,8 (-12); photographie : HOWE, 1914 (plate 9, upper figure).

Le spécimen type d'*Usnea florida* (L.) Wigg. se trouve sur la feuille Nr. 300 de l'herbier Linné (LINN). Deux thalles y sont collés. Le thalle de la partie inférieure, pourvu du numéro 991, a été choisi comme lectotype (P. James, communication personnelle).

Les modifications et précisions apportées à la délimitation de ce taxon dans le présent travail portent sur les caractères chimiques (mise en évidence des principales substances lichéniques produites ainsi que des races chimiques), anatomiques (données statistiques sur la grandeur des spores et l'épaisseur du cortex) et morphologiques (rejet de certains caractères variables, non typiques et mise en évidence d'autres critères importants pour la diagnose); elles sont par conséquent importantes et permettent :

a) de délimiter ce taxon sans équivoque par rapport aux autres espèces richement fructifiées d'Europe centrale, ce qui n'était absolument pas le cas auparavant. Il suffit, à cet égard, de lire les remarques de MOTYKA (1936-38) concernant la distinction entre *U. florida*, *U. rigida*, *U. glauca* et *U. hapalotera* ainsi que les clés de détermination se rapportant à ces espèces pour s'en rendre compte;

b) de mettre en évidence le fait, que tel qu'il était auparavant délimité, notamment par MOTYKA, ce taxon était hétérogène (voir taxons exclus).

L'emploi d'un emendavit dans le sens de la recommandation 47 A de l'ICBN est donc justifié.

SYNONYMES

Usnea florida ssp. ***arbuscula*** Mot., *Wydawn. Muz. Slask. Katow.* 3 (2) : 23 (1930)- *U. florida* v. *arbuscula* (Mot.) Grumm., Catalogus Lichenum Germaniae : 24 (1937). **Holotype** : Polonia, Carpatorum iugo Gorgany, Doboszanka, in Fago, 1280 m, 1927 leg. Borkowski (LBL, non vidi). **Isotype** : BERN (-1454), chimie : acide thamnolique, ac. alectorialique gr.; % C / % M / % A : 11,5 / 21 / 35; spores (μm) : (9-) 9,2- (9,7) -10,2 (-10,5).

La chimie et la morphologie de l'isotype se situe tout à fait dans les limites de la variabilité observée chez *U. florida* s. str. Il s'agit d'une forme vigoureuse aux branches primaires épaisses (1,4-2,5 mm) et par conséquent rigides, dont la couleur en herbier est d'un olive brunâtre clair (4D5).

Usnea florida ssp. ***euflorida*** Mot., Lichenum Generis Usnea 1 : 241 («1936» 1937), nom. illeg. = *U. florida* (L.) Wigg.

Usnea florida ssp. ***fagofila*** Mot., Lichenum Generis Usnea 1 : 247 («1936» 1937). **Holotype** : Austria inferior, ad corticem fagorum et acerum, loco «Lackerboden» dicto, in monte Schneeberg, 1200 m, leg. Eggerth. (Fl. Exs. Austr. Hung.

3515) (LBL), non vidi. **Isotypes** : BP (-1141), G (-521, 522, 539), GZU (-722), O (-746), ZT (-648), W (-1378), chimie : acide thamnolique, ± ac. hypothamnolique, ± ac. alectorialique gr., ± atranorine; % C / % M / % A (Isotype O-746) : 11 / 13 / 52; spores (μm) (Isotype O-746) : (8,5-) 8,8- (9,4) -10 (-10,5).

Les nombreux isotypes analysés correspondent tous à des formes semblables à celle de la ssp. *arbuscula* Mot. Les papilles sont généralement absentes ou peu nombreuses à la base (variation assez importante selon les isotypes considérés !) alors qu'elles sont nombreuses et bien développées aux extrémités des branches portant les apothécies.

Usnea florida ssp. ***pseudostrigosa*** Mot., Lichenum Generis Usnea 1 : 244 («1936» 1937) - *U. florida* var. *pseudostrigosa* (Mot.) Grumm., Catalogus Lichenum Germaniae : 24 (1963). **Holotype** : France, Finistère, forêt de Cranou, 1931 leg. H. des Abbayes (LBL) non vidi. **Isotypes** : BERN (-1456), S (-1488, Motyka Coll. Usn. Coll. Cotyp. Unica), chimie : acide thamnolique, ac. alectorialique gr.; % C / % M / % A (S-1488) : 12,5 / 17 / 41; spores (μm) (Isotype S-1488) : (9-) 9,1- (9,7) - 10,3 (-11,5).

L'étude de ce taxon n'a permis de mettre en évidence aucune différence importante avec *U. florida* s. str. Un des isotypes analysés (BERN) possède un axe central mince (30 %) et une médulle particulièrement épaisse (25 %) alors qu'un autre isotype (S) est tout à fait dans les normes avec un axe épais (41 %) et une médulle mince (17 %). Dans tous les cas l'épaisseur du cortex est caractéristique (10-13 %). L'aspect strigosé du thalle, indiqué par MOTYKA, se rencontre d'autre part très souvent chez *U. florida* s. str.

Usnea florida var. ***typica*** f. ***annulata*** Harm., Lich. France 3 : 375 (1907) - *U. florida* f. *annulata* (Harm.) Oliv. *Mem. Acad. Ci. Art. Barcelona*, ser. 3, 16 : 442 (1921). **Holotype** : France, Vosges, Cornimont, sapins, 1902, leg. Harmand (ANGUC-898), chimie : acide thamnolique, ac. hypothamnolique, ac. alectorialique.

Il s'agit d'une forme dont les branches principales sont pourvues de nombreux anneaux où l'oxalate de calcium est excrété (voir morphologie).

Usnea florida var. ***typica*** f. ***papulata*** Harm., Lich. France 3 : 375 (1907) - *U. florida f. papulata* (Harm.) Oliv., *Mem. Acad. Ci. Art. Barcelona*, ser. 3, 16 : 442 (1921). **Holotype** : France, Vosges, forêt de Retournemer, leg. Claudel et Harmand (ANGUC-895), chimie : acide thamnolique, ac. hypothamnolique, ac. alectorialique.

Ce spécimen correspond aux thalles dont les papilles, particulièrement bien développées sur les fibrilles et les branches terminales, sont souvent érodées.

Usnea tominii Räs. in Tomin in Trudy Tyflissk. Botan. Inst. 1 : 371 (1933) - *U. florida* ssp. ***euflorida*** var. ***tominii*** (Räs.) Mot., Lichenum Generis Usnea 1 : 243 («1936» 1937). **Holotype** : Rossia, Kaukasus, Dorf Bakurjani, Borshow, an Rinde von *Fagus* und *Pyrus*, 1928 leg. Tomin (H-943, trois thalles A, B et C), chimie (A et B) : acide squamatique, ac. alectorialique gr., (C) : acide thamnolique, ac. hypothamnolique; % C / % M / % A (A) : 9,5 / 25 / 31, (B) : 11 / 12,5 /

53, (C) : 13 / 15 / 44; spores (µm) (B) : (8-) 9,4- (10) -10,6 (-11), (C) : (9-) 9,6- (10,6) - 11,6 (-12,5). **Isotype** : BP (-1139), chimie : acide squamatique.

Les trois thalles constituant l'holotype de ce taxon illustrent très bien la variabilité que l'on peut rencontrer chez *U. florida* s. str. concernant la chimie, l'aspect strigosé et ascendant du thalle, le nombre de branches primaires, la densité des papilles, le nombre et la grandeur des apothécies, la longueur et l'arrangement des cils sur ces dernières.

TAXONS EXCLUS

Usnea florida ssp. ***fistulosa*** Mot., Lichenum Generis Usnea 1 : 246 («1936» 1937) - *U. florida* var. *fistulosa* (Mot.) Frey, Ergebnisse d. wissenschaftl. Untersuch. d. schweizer. Nationalparks I. 3 : 471 (1952) - *U. neglecta* var. *fistulosa* Mot., Porosty 5 : 238 (1962). **Holotype** : Polonia, Beskidy prope Oppidum Grybow, in monte Chelm, 700 m, ad *Abies alba*, 1924 leg. Motyka (LBL), non vidi.

Je n'ai malheureusement pas pu voir le matériel type concernant ce taxon. Cependant la description de MOTYKA (1936-1938), avec entre autre «des branches primaires enflées et presque fistuleuses», un cortex très mince (4,5 %), alliée à l'étude de nombreux spécimens déterminés par Motyka, montre sans aucun doute qu'il s'agit d'une usnée appartenant au groupe d'*U. rigida* s. l. Il est à noter que MOTYKA (1962) a plus tard modifié son concept en considérant ce taxon comme étant une variété d'*U. neglecta* Mot. Il donne comme raison principale la réaction avec le Pd (*U. florida* : Pd + et *U. neglecta* : Pd –). Cependant, comme je l'ai indiqué plus haut, ceci ne constitue en aucun cas le caractère décisif pour distinguer *U. florida* s. str. des espèces appartenant à *U. rigida* s. l.

Usnea florida ssp. ***floridula*** Mot., Lichenum Generis Usnea 1 : 245 («1936» 1937) - *U. florida* var. *floridula* (Mot.) Grumm., Catalogus Lichenum Germaniae : 24 (1963) - *U. neglecta* var. *floridula* Mot., Porosty 5 : 238 (1962). **Holotype** : Polonia media, in catena montium Lysogory, Zagnansk, in *Fago*, ca. 300 m, 1926 leg. Motyka (LBL) non vidi. **Isotype** : BERN (-1465), chimie : acide usnique; % C / % M / % A : 8,5 / 14 / 55; spores (µm) : (7,5-) 8- (8,5) -9 (-9,5).

L'étude de l'isotype mentionné montre que ce taxon ne correspond morphologiquement, chimiquement et anatomiquement pas à *U. florida* s. str. mais comme le précédent au groupe d'*U. rigida* s. l. Concernant MOTYKA (1962), même commentaire que pour la sous-espèce *fistulosa* Mot.

Usnea florida var. ***rubrireagens*** Vězda, A. Vězda : Lichenes Selecti Exsiccati Nr. 1473. **Holotype** : U.R.S.S. Caucasus Magnus : Osetia Septentrionalis, distr. Ordzonikidze : in valle rivi Fiagdon, supra vicum Zivgis, 1700 m, in ramulis *Juniperi* sp., 1936 leg. A. Vězda (Herb. Vězda, Brno) non vidi. **Isotypes** : BM et W (-1431), chimie : acide salazinique et ac. protocétrarique (traces); % C / % M / % A (W-1431) : 6 / 30 / 28; spores (µm) (W-1431) : (7,5-) 7,8 - (8,3) -8,8 (-9,5).

Ce taxon basé sur la réaction positive au K (acide salazinique) appartient sans aucun doute à *U. rigida* s. l. et n'a rien à voir avec *U. florida* s. str.

EXSICCATES

Abbréviations en partie d'après LYNGE (1915). Sauf indication contraire, la substance principale des échantillons examinés est l'acide thamnolique.

Abb. H. Lich. Armor. Spect. Exs. 1. (G-542, REN) - Claud. 166 (G-456, W-1396) - Cromb. 16 (G-557) - Desm. ed. I, ser. I. 734 (M-1026, ZT-636) - Desm. ed. II. ser. I. 186 (G-476) - Fl. Gall. Germ. Exs. 592 (G-568, W-1388) - Fr. 120 (G-567) - Hampe Veget. Cell. Germ. Septemtr. Hercyn. 51 (M-1003) - Kern. 3515 (BP-1141, G-521, -522, -539, GZU-772, O-746, ZT-648, W-1378) - Krypt. Bad. 252 (M-984) - Krypt. Vind. 1051b (BP-1151, G-576, W-1365) (Ac. squamatique) - Lich. Alp. 365 (BM-1341, GZU-775, M-1011, W-1381) - Malme 377 (W-1382) (Ac. alectorialique gr.) - Mass. 51 (BM-1344, G-524, W-1380) (Ac. squamatique) - Moug. 260 (G-479, W-1376) - Oliv. Lich. Exs. 51 (M-1001, W-1397) - Picq. 1 (REN) - Plant. Graec. 57 (GZU-777, W-1375, ZT-638) - Rab. 549 (G-511, O-714, Z-701) - Schaer. 398 (BERN-124, G-517, GZU-776, Z-682) - Schaer. 402 (BERN-168) - Tav. C. N. Lich. Lusit. Sel. Exs. 197 (G-526, O-723, W-1391).

SÉLECTION DE SPÉCIMENS ÉTUDIÉS

AUTRICHE. Kärnten : Karnische Alpen, Eggeralm am Garnterkofel ob Hermagor, grosse Buche, 1250 m, 1931, E. Frey (BERN-155). Kreuzeckgebiet : bei Berg, auf alter Buche, 1200 m, Simmer (G-523, Z-693). Steiermark : Gesäuse, Johnsbach, zwischen Gasthof Donner und Bergsteigerfriedhof, auf *Fraxinus excelsior*, 760 m, 1982, Wittman (Türk-330). Tirol : Brandenbergertal, auf *Alnus incana*, 720 m, 1982, Türk (Türk-329).

BELGIQUE. Louette St. Pierre, troncs d'arbres, rameaux, 1870, Gravet (B-1116, G-499, W-1355). Saint-Léger, an *Quercus*, 1955, Vanden Berghen (M-1035).

ESPAGNE. Provinz Leon : SE von Villablino, auf *Quercus* in Schluchtwald mit *Fagus*, ca. 1300 m, 1963, Patzke (BONN-1476). Prov. Oviedo, Asturien : Nationalpark Muniellos, in Eichenwald v. a. an Stämmen u. Aesten von *Quercus*, 750 m, 1980, Schäfer-Verwimp (Schaefer-1418). Prov. Salamanca : Nördlich des Puerto Perales unweit Villasrubias, an starkrissiger Eichenrinde, ca. 800 m, exp. W, 1967, Follmann (BONN-1481).

FRANCE. Aude : forêt de Clairevaux (Fontaine St. Bernard), sur chêne, 1952, B. de Lesdain (MARS-339). Basses-Pyrénées : forêt d'Iraty près de Mendive, St. Jean-Pied de Port, vieux hêtres et sapins au sud du chalet d'Iraty, 1000 m, 1950, E. Frey (BERN-177). Corrèze, französ. Zentralplateau : An Strassenbäumen bei Combressol, 1953, Poelt (M-1038). Côtes-du-Nord : Forêt de Lorge, au sud de St. Brieuc, hêtres, 1954, E. Frey (BERN-169). Finistère : Bretagne, forêt de Huelgoat, *Quercus* et *Pinus*, 1970, Page (BERN-618). Haute-Garonne : Luchon, Superbagnères, forêt au-dessus de Bagnères, *Fagetum*, 1500 m, 1950, E. Frey (BERN-154).

GRANDE-BRETAGNE. Devon : Bagter woods, on old trees, 1871, Parfitt (BM-1093). East Cornwall : Liskeard V. C. 2. St. Neot, Redgate, on branches of *Salix* by the River Fowey, 1969, James (BM-1092). Pembrokeshire : Pembroke, Upton Castle, V. C. 45, on *Magnolia* in garden of Castle, 1977, James (BM-1102). South Hants : V. C. 11. New Forest, Ringwood, Anses Wood, on *Crataegus* in small valley, 1968, James (BM-1077).

HONGRIE. Macamaros : Szaplonca in prato Szaploncai rét, ad ramulos *fagi*, 950 m, 1941, Foriss (BP-1155). Nograd : Losonc, in silvie Kohary h-tar, cort *Quercuum*, 200 m, 1909, Foriss (BP-1144). Transsylvania : Kehrer mellet a Kudsiri havasok ajan, bükkfa kérgen, 1300 m, 1913, Foriss (BP-1138).

NORVEGE. Aust-Agder : Birkenes, Vesthellet opp mot Leiknuten rett 0 f. Skreros ved Oggevatn, pa eik, 1965, Damsgaard (O-740). Telemark : Treungen, pa rognetre, 1971, Ropstad (O-739). Vestfold : Hedrum, Mellem Dammen og Eidsbjaeld pa gran, 1936, Platou & Dahl (O-742).

POLOGNE. Bialowieza National Park, ad *Betula verrucosa* in silva primitiva, 1951, Rydzak (BERN-1466). Carpati Orientalis : Czarnohora, Hawrylec, ad *Fagus* in *Fageto*, 1934, Motyka (BERN-1467).

PORTUGAL. Beira Alta : Entre Souto e Calta, sôbre *Quercus*, 1940, Tavares (LISU-1192). Minho : Serra do Gerez-Malhadoura, sôbre ritidoma de *Pirus*, 1948, Tavares (LISU-1191).

R.F.A. Baden : Schönau, Südschwarzwald, auf *Larix decidua*, 600 m, 1974, Wirth (Türk-325). Berchtesgaden : An toten *Salix incana*-Aesten im Wimbachtal, 723 m, Schoenau (M-1013). Garmisch. Partenkirchen : Tk 8433 Eschenlohe, Kocheler Berge, Estergebirge, Weg von Wallgau zum Wildsee unter Berahorn auf Waldboden liegend, 1420 m, 1983, Schäfer-Verwimp (Schaefer-1472). Oberbayern : Ammargauer Alpen, Weg von der Notkarspitze nach Farchaut, 1944, Poelt (M-1022). Schleswig-Holstein : Krs. Segeberg. Grafsenaspe an Eichen im Forst Halloh, 1904, Erichsen (O-1904, H-951). Südschwarzwald : Halden-Notschrei, 1968, Bibinger (Bibinger-1056). Südschwarzwald : Wutachschlucht oberhalb von der Haslach Mündung bei der Bahnlinie, *Populus tremula*, 300 m, 1983, Clerc (Clerc-1351).

ROUMANIE. Muscel : muntele Piatra-Craiului, la stâna din Grind, pe *Picea excelsa*, 1500 m, 1935, Cretzoiu (H-965). Prahova : in montibus Bucegi, in mte Vârfu-cu-Dor, ad Calea-Codrului, supra cort. *Laricis*, 900 m, 1935, Cretzoiu (O-706).

SUISSE. Obwald : Alpes centrales, Engelberg, au-dessus de Gerschnialp, sur *Acer*, 1200 m, 1972, Page (Clerc-600); 1983, Clerc (Clerc-1106).

TCHÉCOSLOVAQUIE. Karlova Bouda ■ N. Hute, *Quercus*, 1926, Hilitzer (PR-1167).

TURQUIE. Izmir, sur *Cedrus*, 1947, Prin (MARS-357).

U.R.S.S. Gubernia Kazan, 1884, Mereschkowsky (O-713). Kaukasus : Bakarjani Borshow, an *Pyrus*, 1928, Tomin (H-963). Minsk : Zgumen in Sylva Zhasnovskaja ad corticum *Carpini* bet., 1924, Savicz (W-1360).

YOUGOSLAVIE. Bosnia, an alten Buchen bei Fujnica, Schwarz (W-1394). Carniola : Mojstrana, *Picea*, 1050 m, 1931, Servit (PR-1180).

DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE

DISTRIBUTION

L'aire de distribution d'*Usnea florida* s.-str. est illustrée par la figure 4. Les points dessinés sur cette figure correspondent tous à des spécimens étudiés par l'auteur sauf pour la Scandinavie et la Grande-Bretagne, régions pour lesquelles les données trouvées dans la littérature (ALMBORN 1947, SEAWARD & HITCH 1982) ont été exceptionnellement prises en considération, étant donné que les espèces du groupe d'*U. rigida* s. l., les seules avec lesquelles *U. florida* s. str. peut être confondue, ne sont pas présentes dans ces régions. Cette aire est comparable à celles de *Sticta sylvatica* (Huds.) Ach. et de *Bryoria bicolor* (Ehrh.) Brodo et Hawksw. dessinées par DEGELIUS (1935). En utilisant la classification de ce



Fig. 4. — *Usnea florida* s. str. — Aire de distribution réelle en Europe (voir texte). ● : groupe chimique 1 (acide thamnolique). ■ : groupe chimique 2 (acide squamatique). ▲ : localités dans lesquelles les deux groupes chimiques ont pu être mis en évidence. ◻ : localité imprécise.

dernier nous pouvons donc affirmer qu'*U. florida* s. str. fait partie de l'élément subocéanique de l'Europe du nord et de l'Europe moyenne. A ce sujet, plusieurs remarques s'imposent :

1. La figure 4 donne une idée de l'aire réelle occupée par *U. florida* s. str. avant 1950 et non de l'aire actuelle. En effet, la plupart des échantillons analysés datent d'avant 1950 alors que l'espèce semble actuellement être en forte régression en tout cas dans certaines régions de l'Europe (voir le chapitre suivant).

2. Cette aire réelle doit correspondre plus ou moins à la réalité dans toute l'Europe, sauf en ce qui concerne l'Espagne, la Yougoslavie, la Bulgarie et l'Europe de l'est (au-delà de la mer Noire) dont aucun herbier correspondant n'a été étudié par l'auteur;

3. La localité la plus au sud se situe à Izmir (Turquie) (Échantillon déterminé par J. Motyka comme étant *U. faginea* Mot., leg. Prin MARS-357).

En considérant la répartition géographique des différentes races chimiques, on peut faire les observations suivantes :

– les spécimens produisant l'acide thamnolique sont uniformément distribués dans toute l'aire de répartition d'*U. florida* s. str. (fig. 4);

– les thalles contenant l'acide squamatique à la place de l'acide thamnolique occupent le sud de l'aire de distribution, le point le plus au nord se situant en Forêt Noire (fig. 4);

– l'acide bourgéanique est présent dans le nord de l'Europe ainsi qu'en Europe moyenne; il semble par contre être absent au sud du 45ème parallèle ainsi qu'en Grande-Bretagne (fig. 5).



Fig. 5. – *Usnea florida* s. str. : Distribution des plantes contenant l'acide bourgéanique (●) ou l'acide bourgéanique et l'acide diffractaïque (▲). ○ : localité imprécise.

– l'acide diffractaïque n'a été mis en évidence qu'au-delà du 20ème degré de longitude est (Hongrie, Tchécoslovaquie) (fig. 5).

ÉCOLOGIE

Les données éparses et fragmentaires consignées sur les étiquettes d'herbier des échantillons analysés sont, pour les principaux types de substrats, résumées dans le tableau 2. Ce qui frappe tout d'abord, c'est la grande variété des phorophytes colonisés par cette espèce. En plus de ceux indiqués au tableau 2, on trouve encore *Carpinus, Castanea, Cedrus, Crataegus, Fraxinus, Magnolia, Malus, Olea, Populus, Pyrus, Salix* et *Tilia* soit en tout des représentants de 22 différents genres d'arbres ainsi que des supports ligneux tels que des barrières ou des poteaux (Grande Bretagne).

La préférence de cette espèce va nettement aux feuillus, *Fagus* et *Betula* en Scandinavie (ALMBORN 1948), *Fagus* et *Acer* en Europe centrale, *Quercus* et

Phorophytes / Régions	Fagus	Quercus	Acer	Betula	Abies	Picea	Alnus	Pinus	Larix	Sorbus
Scandinavie	15	1	1	8	—	1	2	1	—	—
Domaine atlantique Nord (F, GB)	6	7	—	1	4	—	1	1	—	—
Domaine atlantique Sud (E, Portugal)	—	8	—	—	—	—	—	2	—	—
Europe centrale Europe de l'Est	17	7	12	3	7	8	2	—	3	3
Total	38	23	13	12	11	9	5	4	3	3

Fagus surtout colonisés en Europe centrale, probablement le plus souvent en tant que substrat secondaire à proximité de *Fagus* ou d'*Acer*, comme c'est le cas en Forêt Noire ou dans les Alpes suisses près d'Engelberg.

En Europe centrale, *U. florida* s. str. se trouve principalement à l'étage montagnard entre 700 m et 1500 m d'altitude, colonisant soit quelques hêtres ou érables (*Acer pseudoplatanus*) formant une trouée dans un peuplement de résineux, soit des érables isolés au bord de chemins ou de forêts.

C'est un lichen photophile qui pousse sur la partie supérieure du tronc principal ainsi que sur les branches latérales.

ACTIVITÉ HUMAINE ET POLLUTION DE L'AIR

Les données existantes dans la littérature ne semblent laisser aucun doute : *U. florida* s. str. est en forte régression dans de nombreuses localités en Europe. Un grand nombre de stations reportées au début de ce siècle n'existent probablement plus aujourd'hui. En Suisse par exemple, il ne reste vraisemblablement plus qu'une localité, alors que vers 1900, il y en avait en tout cas six de recensées à travers tout le pays.

En Grande Bretagne, de nombreuses stations existant encore avant 1960 (26 % du nombre total) n'ont plus été retrouvées (SEAWARD & HITCH 1982). ALMBORN (1948) mentionne également le fait qu'*U. florida* s. str. devait être une espèce commune en Scandinavie au 18ème siècle et que sa répartition actuelle ne constitue que les fragments d'une distribution s'étendant autrefois à toute la zone du hêtre.

Dans les Vosges, Harmand, Claudel, Mougeot et al. ont notamment récolté et distribué au début du siècle de nombreux exemplaires d'*U. florida* s. str. sous forme d'exsiccata (Moug. 260, 1812). Près de 160 ans plus tard, WIRTH (1974) n'a pas retrouvé cette espèce et note la disparition probable d'autres espèces océaniques dans les Vosges.

Deux causes principales sont probablement à l'origine de cette régression :

1. La disparition des substrats convenables avec le recul dans toute l'Europe des forêts mixtes de conifères et de feuillus au profit des monocultures de *Picea* ainsi que la mise en culture et l'urbanisation toujours croissantes des surfaces encore «sauvages»;

2. L'augmentation inquiétante de la pollution de l'air à partir des années 50, facteur envers lequel les usnées semblent être plus sensibles que d'autres lichens. Le phénomène des pluies acides et la mort de la forêt qui touchent actuellement l'Europe centrale vont certainement provoquer dans certains endroits la disparition totale de ces lichens, comme j'ai déjà pu le constater en Forêt Noire par exemple, près d'une localité appelée Stubenwasen qui était dans les années soixante une station riche en usnées (BIBINGER 1970).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les principaux caractères disgnostiques d'*U. florida* s. str. sont résumés dans le tableau 3. Le fait que dans ce tableau, les caractères morphologiques considérés puissent être, pour *U. rigida* s. l., chaque fois présents ou absents s'explique aisément si l'on se rappelle que ce taxon correspond en réalité à un groupe de plusieurs espèces (voir introduction). POELT (1974) remarque que la détermination des usnées de la section *Barbatae*, au moyen des clés dichotomiques habituelles, devrait être très difficile sinon impossible. Sur la base du présent travail, je ne peux partager cette opinion. L'exemple d'*U. florida* s. str. montre en effet qu'il est tout à fait possible de caractériser une espèce appartenant à cette section de manière courte et précise, cela même s'il existe des exceptions dans la présence ou l'absence de certains caractères. Il s'agit pour cela de se baser sur les caractères ayant une valeur diagnostique réelle et non sur ceux montrant une variation extrême, probablement en fonction des différentes conditions micro- et macroclimatiques auxquelles sont soumis les divers individus d'une même espèce. Ainsi MOTYKA (1936-38) emploie pour séparer les espèces de la sous-section *Floridae* Mot. ainsi que les sous-espèces d'*U. florida* (L.) Wigg., les caractères morphologiques suivants : la forme de croissance, la longueur et la couleur du thalle, la densité des ramifications, des fibrilles et des papilles, l'épaisseur des branches, l'arrangement et la longueur des cils sur les apothécies ainsi que la densité et l'épaisseur de la médulle. Or l'observation de populations sur le terrain ainsi que l'étude d'un grand nombre de spécimens d'herbier montrent, qu'ainsi délimité, *U. florida* est une espèce très variable dont les différents morphotypes sont reliés les uns aux autres par de nombreuses formes intermédiaires.

Une des questions que l'on doit pourtant se poser est de savoir si tel qu'il est défini dans ce travail, *U. florida* s. str. n'est pas constitué par plusieurs «petites espèces» :

a) contenues à l'intérieur du groupe d'individus produisant l'acide thamnolique, la présence de ce dernier occultant par exemple certaines discontinuités morphologiques;

b) correspondant à l'une ou l'autre des races chimiques mises en évidence.

Caractères	U. florida s. str.	U. rigida s. l.
a) morphologiques :		
Thalle érigé à subpendant	+	+
Thalle pendant	-	+
Base distinctement noire carbonacée	+	+
Branches primaires et secondaires :		
- diamètre le plus grand vers la base	+	+
- présence d'enfoncements, de dépressions ou de perforations	-*	+
- irrégulièrement gonflées, + articulées, boursoufflées	-*	+
- extrémités des segments tournés vers l'intérieur	-*	+
- brusquement étranglées à la base	-	+
- longuement parallèles les unes aux autres (presque sur toute leur longueur)	-	+
Terminaisons capillaires	-	+
Papilles verruqueuses	+	+
Papilles cylindriques	-	+
[illegible] chimiques :		
Acide thamnolique, ac. hypothamnolique	+ 1.	-
Ac. squamatique	+	-
Ac. diffractaique	+	-
Ac. alectorialique	+ 1.	-
Ac. bourgéanique	+	-
Ac. salazinique	-	+
Ac. protocétrarique	-	+
c) anatomiques :		
Longueur des spores (m)	8,5 - 11	7 - 8,5
Epaisseur du cortex (% du diamètre total de la branche)	(7-) 9 - 12 (-17)	(2-) 5 - 7,5 (-9,5)

En ce qui concerne la première hypothèse, il est apparu qu'aucun des caractères morphologiques étudiés ne présente une discontinuité suffisamment grande pouvant être corrélée soit avec d'autres caractéristiques morphologiques ou anatomiques, soit avec des différences dans la distribution géographique. Il n'a de même pas été possible de différencier morphologiquement les diverses races chimiques. Cependant, comme je l'ai déjà indiqué (fig. 4 et 5) dans le chapitre consacré à la distribution, la répartition de ces dernières montre certaines particularités. Faut-il oui ou non, au vu de celles-ci, accorder un statut taxono-

nomique à ces différentes races chimiques ? HAWKSWORTH (1976) propose dans les cas où il y a corrélation entre la chimie et des différences dans la distribution d'utiliser le rang de variété. Nous ne le ferons pas pour les raisons suivantes :

1. Les différences observées dans la distribution de ces races chimiques ne sont que des tendances qui demandent à être confirmées par l'étude d'un plus grand nombre d'échantillons;

2. Des composés comme l'acide diffractaïque et l'acide bourgéanique n'apparaissent qu'accessoirement à côté de l'acide thamnolique et ceci de façon semble-t-il irrégulière à l'intérieur d'une même population, comme l'atteste l'analyse de plusieurs thalles parfois contenus dans la même enveloppe.

En ce qui concerne l'acide bourgéanique, ELIX (1982) a remarqué que dans le genre *Xanthoparmelia* les acides aliphatiques sont plus communs dans les spécimens collectés dans les régions arides de l'Australie et suppose que de telles conditions écologiques stimuleraient la biosynthèse de ces acides, alors que la même espèce poussant dans des régions plus tempérées ne les produirait pas. Si l'on étudie la figure 5, il apparaît que les plantes contenant l'acide bourgéanique sont rares dans les régions à caractère océanique extrême, alors que vers l'intérieur du continent, région relativement plus sèche, elles sont plus fréquentes, ce qui tendrait à confirmer les observations d'ELIX;

3. Le cas de l'acide squamatique est plus complexe, car ce n'est pas une substance accessoire mais un produit de remplacement de l'acide thamnolique, ces deux composés étant semble-t-il biogénétiquement sensiblement éloignés l'un de l'autre. Cependant, un thalle produisant les deux substances a été découvert (BERN-155-A). De plus l'acide diffractaïque, dont l'acide squamatique ne diffère que par une oxydation du C1 en position 2 et une déméthylation du 2-méthoxyl (FISCUS 1971), a toujours été rencontré chez des individus produisant également l'acide thamnolique. D'autre part si l'aire de distribution des plantes produisant l'acide squamatique se situe au sud du 45ème degré de longitude nord, elle se superpose presque complètement dans cette partie de l'Europe avec celle de la race produisant l'acide thamnolique comme substance principale (fig. 4). *Alectoria imshaugii* Brodo et D.L. Hawksw., sur la côte ouest des États-Unis, contient également soit l'une soit l'autre de ces deux substances, sans qu'aucune différence morphologique n'ait pu être mise en évidence (BRODO & HAWKSWORTH 1977). L'analyse chromatographique d'un nombre élevé d'individus a également permis de mettre en évidence un certain nombre de thalles (11 %) ne produisant pas de depsides dans la médulle. Parmi ceux-ci, environ 80 % synthétisent l'acide alectorialique dans les apothécies, conservant ainsi une chimie caractéristique pour *U. florida* s. str. Le reste comprend deux échantillons qui semblent, mis à part l'acide usnique, ne produire aucune substance ni dans la médulle, ni dans les apothécies. Dans les deux cas cependant, la morphologie et l'anatomie ne laissent aucun doute sur l'identité de ces spécimens. L'existence de telles races n'est pas rare parmi les lichens (HALE 1974). SWINSCOW & KROG (1975) ont également mis en évidence le phénomène chez les usnées de l'Afrique de l'Est.

Parmi les plantes faisant partie de la population étudiée à Engelberg dans les Alpes suisses, un individu s'est révélé particulièrement intéressant (Clerc-1074D). Il s'agit d'un échantillon produisant l'acide thamnolique mais dont la morphologie, avec des branches primaires déformées, à l'aspect plus ou moins gonflé, pourvues de nombreuses petites dépressions à leur surface, et une base presque inexistante, étranglée, irrégulièrement noircie sur à peine 1 mm, est absolument atypique pour *U. florida* s. str., sauf en ce qui concerne l'épaisseur du cortex qui est d'environ 12 % ! D'autre part, la longueur des spores, correspond plutôt aux plantes du groupe d'*U. rigida* s. l. (fig. 4, individu *). Il semble donc que nous soyions en présence d'un «hybride» (BRODO 1978) entre *U. florida* s. str. et *U. rigida* s. l. Le fait qu'il s'agisse d'espèces richement fructifiées laisse supposer une reproduction sexuée, quoique cette dernière n'ait pas encore été démontrée de façon non équivoque chez les lichens. Par conséquent la possibilité d'un échange de matériel génétique entre les deux groupes n'est pas à exclure. Une telle possibilité a d'ailleurs déjà été discutée, notamment par BRODO (1978) concernant *Alectoria* et *Bryoria*. De tels phénomènes d'«hybridation» ne doivent cependant pas se produire très souvent car sur les quelques 1200 échantillons analysés c'est le seul cas qui a pu être enregistré.

Nous pouvons donc affirmer que mises à part de rares exceptions, *U. florida* s. str. est caractérisée par un ensemble de caractères morphologiques, anatomiques et chimiques bien corrélés entre eux, qui en font une espèce distincte dans la flore européenne des usnées.

En Europe,parmi les espèces produisant le même type de substances lichéniques qu'*U. florida* s. str., on trouve encore *U. subfloridana* Stirt. Cette espèce est considérée dans l'atlas de SEAWARD & HITCH (1982) comme étant l'espèce secondaire de *U. florida* s. str. selon le concept maintenant bien connu, développé par POELT (1970). Des études préliminaires, que j'ai effectuées sur un certain nombre d'individus appartenant à ce taxon, confirment cette hypothèse. La morphologie d'*U. subfloridana* à la lumière des caractères considérés comme étant diagnostiques pour *U. florida* s. str., mises à part la présence de soralies et l'absence d'apothécies (pas toujours!), est fort semblable à celle de cette dernière espèce! De plus, la longueur des spores, mesurée sur les thalles où les apothécies sont également présentes, se situe dans la même fourchette que celle d'*U. florida* s. str. Ces deux faits, morphologie semblable et apothécies parfois présentes chez l'espèce secondaire (fréquent en Grande-Bretagne!), pourraient nous amener dans le cadre d'une prochaine révision des espèces sorédiées à reconsidérer le statut taxonomique de ces dernières par rapport aux espèces primaires, ainsi que TEHLER (1982) le suggère dans de tels cas.

En conclusion la future révision de la systématique des usnée passe obligatoirement par une réévaluation complète des caractères diagnostiques utilisés jusqu'à aujourd'hui, principalement sous l'impulsion de MOTYKA (1936-38). Sans rien enlever du mérite du travail de pionnier effectué par ce dernier - il n'avait alors même pas la p-phénylène diamine à sa disposition (!) et encore moins la chromatographie sur couche mince - il est nécessaire de sortir du cadre tracé dans cette monographie et de reconsidérer le problème à la lumière des méthodes de la systématique moderne.

REMERCIEMENTS. — Ce travail n'aurait pu avoir lieu sans le support financier du Fonds national suisse de la recherche scientifique (suite de la requête Nr. 3. 335-078). Que cette institution en soit vivement remerciée. Je remercie également le Dr. K. Ammann, mon directeur de thèse, le Dr. P. James pour ses informations sur le type d'*U. florida* (L.) Wigg., le Dr. H. Krog pour ses encouragements au début de cette étude ainsi qu'E. Ruoss pour la lecture critique du manuscript. Mes remerciements vont aussi aux directeurs et conservateurs des différents herbiers auxquels j'ai emprunté des spécimens ainsi qu'aux propriétaires des collections privées citées au début de cet article.

RÉFÉRENCES

ALMBORN O., 1948 — Distribution and ecology of some south scandinavian lichens. *Bot. Not.*, suppl. 1 (2) : 1-254.

ASAHINA Y., 1954 — A new method in describing the relation between cortex, medulla and axis of *Usneae*. *J. Jap. Bot.* 1 (1) : 11-17.

ASAHINA Y., 1956 — Lichens of Japan, III. Genus *Usnea*. Tokyo : Research Institute for Natural Resources.

BIBINGER H., 1970 — Soziologische Gliederung der Bartflechtenreichen Epiphytenvereine des Südschwarzwaldes. *Herzogia* 2 : 1-24.

BRODO I.M. & HAWKSWORTH D.L., 1977 — *Alectoria* and allied genera in North America. *Opera Bot.* 42 : 1-164.

BRODO I.M., 1978 — Changing concepts regarding chemical diversity in lichens. *Lichenologist* 10 : 1-11.

CULBERSON C.F., 1969 — Chemical and Botanical Guide to Lichen Products. Chapel Hill : The University of North Carolina Press.

CULBERSON C.F., 1970 — Supplement to «Chemical and Botanical Guide to Lichen Products». *Bryologist* 73 : 177-377.

CULBERSON C.F., CULBERSON W.L., JOHNSON A., 1977 — Second supplement to «Chemical and Botanical Guide to Lichen Products». St. Louis : American Bryological and Lichenological Society.

CULBERSON C.F. & AMMANN K., 1979 — Standardmethode zur Dünnschichtchromatographie von Flechtensubstanzen. *Herzogia* 5 : 1-24.

DEGELIUS G., 1935 — Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechtenflora von Skandinavien. *Acta Phytogeogr. Suec.* 7 : 1-411.

ELIX J.A., 1982 — Peculiarities of the Australian lichen flora : accessory metabolites, chemical and hybrid strains. *J. Hattori Bot. Lab.* 52 : 407-415.

FISCUS S.A., 1971 — The chemistry of the *Usnea florida* group in North America. Master thesis, Dept. Bot., Duke University.

FREY E., 1952 — Die Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin. I. Teil : Die diskokarpen Blatt- und Strauchflechten. *Ergebn. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparkes* 3 : 357-503.

HALE M.E., 1974 — The biology of the lichens. 2° ed. London : Arnold.

HARMAND J., 1907 — Lichens de France. Catalogue systématique et descriptif, stratifiés-radiés, radiés. Fasc. 3. Paris.

HAWKSWORTH D.L., 1972 — Regional studies in *Alectoria* (Lichenes) II. The British species. *Lichenologist* 5 : 181-261.

HAWKSWORTH D.L., 1976 — Lichen Chemotaxonomy, In : BROWN D.H., HAWKSWORTH D.L. and BAILEY R.H., Lichenology : Progress and Problems. London : Academic Press. Pp. 139-184.

HOLMGREN P. & KEUKEN W., 1974 — Index Herbariorum. Part 1 The Herbaria of the world. Utrecht.

HOWE H.R., 1914 — The nomenclature of the genus *Usnea*. *Bull. Torrey Bot. Club.* 41 : 373-379.

KORNERUP A. & WANSCHER J.H., 1978 — Methuen Handbook of Colour. 3e ed. London : Eyre Methuen.

KUROKAWA S., 1981 — Miscellaneous notes on apothecia of macrolichens. *Hikobia* Suppl. 1 : 439-444.

LYNGE B., 1915 — Index Specierum et Varietatum Lichenum quae Collectionibus «Lichenes Exsiccati» Distributae sunt. Pars I & II. Kristiania : A.W. Broggers Boktrykkeri.

LYNGE B., 1921 — Studies on the lichen flora of Norway. *Skr. Vidensk. Selsk. Christiana, Math.-Naturvidensk. Kl.* 1921 (7) : 1-252.

MOTYKA J., 1930 — Materjaly do Flory Porostow Slaska. *Wydawn. Muz. Slask. Katow.* 3 (2) : 1-28.

MOTYKA J., 1936-1938 — Lichenum generis *Usnea* Studium Monographicum, Pars Systematica. Leopoli.

MOTYKA J., 1947 — Lichenum generis *Usnea* Studium Monographicum, Pars Generalis. *Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowska* 1 (9) : 277-476.

MOTYKA J., 1962 — Porosty (Lichenes), Tom 5. Warszawa : Polska Akad. Nauk. Inst. Bot.

POELT J., 1970 — Das Konzept der Artenpaare bei den Flechten. *Deutsch. Bot. Ges.* N. F. 1970 (4) : 187-198.

POELT J., 1974 — Bestimmungsschüssel europäischer Flechten. Vaduz : Cramer.

RUNDEL P.W., 1969 — Clinal Variation in the production of Usnic Acid in *Cladonia subtenuis* along Light Gradients. *Bryologist* 72 : 40-44.

SCHADE A. & SEITZ W., 1970 — Extremes Auftreten von Calciumoxalat-Exkreten bei einer Art der Gattung *Usnea* (Lichenes). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 83 (3/4) : 121-127.

SCHADE A., 1975 — Ueber das Vorkommen der Calciumoxalat-Exkrete bei den *Usneaceen* (Lichens) nebst Bemerkungen über Höhlungen der Achse, gelegentlich Oelhyphen und Grössenverhältnisse bei den *Usnea*-Arten Afrikas und mit einem Nachtrag über die Usneen Japans. *Nova Hedwigia* 26 : 45-82.

SEAWARD M.R.D. & HITCH J.B., 1982 — Atlas of the Lichens of the British Isles, 1. University of Bradford, Natural Environment Research Council.

SWINSCOW T.D.W. & KROG H., 1974 — *Usnea* subgenus *Eumitria* in East Africa. *Norweg. J. Bot.* 21 : 165-185.

SWINSCOW T.D.W. & KROG H., 1975 — The *Usnea undulata* aggregate in East Africa. *Lichenologist* 7 : 121-138.

SWINSCOW T.D.W. & KROG H., 1976a — The *Usnea bornmuelleri* aggregate in East Africa. *Norweg. J. Bot.* 23 : 23-31.

SWINSCOW T.D.W. & KROG H., 1976b — The *Usnea articulata* aggregate in East Africa. *Norweg. J. Bot.* 23 : 261-268.

SWINSCOW T.D.W. & KROG H., 1978 — Pendulous species of *Usnea* in East Africa. *Norweg. J. Bot.* 25 : 221-241.

SWINSCOW T.D.W. & KROG H., 1979 — The fruticose species of *Usnea* subgenus *Usnea* in East Africa. *Lichenologist* 11 (3) : 207-252.

TALLIS J.H., 1959 — The British species of the genus *Usnea. Lichenologist* 1 (2) : 49-83.

TEHLER A., 1982 — The species pair concept in lichenology. *Taxon* 31 (4) : 708-717.

WALKER F.J. & JAMES P.W., 1980 — A revised guide to microchemical techniques for the identification of lichen products. *Bull. Brit. Lichenol. Soc.* (suppl.) : 14-29.

WATSON W., 1951 — The species of *Usnea* in Great Britain and Ireland. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 34 (3) : 368-375.

WETMORE C.M., 1960 The lichen Genus *Nephroma* in North and Middle America. *Publ. Mus. Michigan State Univ., Biol. Ser.* 11 : 373-452.

WIRTH V., 1974 — Zur Flechtenvegetation und -flora der westlichen Randgebirge der Oberrheinischen Tiefebene. *Nova Hedwigia* 15 : 349-406.

WIRTH V., 1980 — Flechtenflora. Stuttgart : Ulmer.

SOME FACTORS AFFECTING TEMPERATURE IN *SPHAGNUM* VEGETATION. – AN EXPERIMENTAL ANALYSIS –

H. RYDIN*

ABSTRACT. – The influence of some factors upon the daytime temperature of the photosynthetically active parts of *Sphagnum* was studied experimentally. The factors under consideration were microtopography (direction and angle of slope), species of *Sphagnum* (*S. balticum, S. tenellum, S. fuscum* and *S. rubellum*), shading (artificial shading with nylon mesh), and water content of the plants. The highest temperatures occurred when the moss was completely dry. When the moss was damp or wet, the actual value of the water content played a minor role. The slope of the vegetation surface was then the most important factor. Shading reduced the daytime temperature to any great extent only when the moss was dry. Under a given set of environmental conditions there was very little difference between the species. Differences in the ability to transport water to the capitulum and in the water-holding capacity of the species could however be important. Some species dry out quickly (e. g. *S. balticum*), and could therefore reach higher temperatures after a period of sunny days than could a species which dry out more slowly (e. g. *S. fuscum*).

INTRODUCTION

SCHMEIDL (1965) measured the temperature in *Sphagnum* vegetation and observed very high surface temperatures, and very large differences in daytime temperature between a wet and a dry *Sphagnum* sample.

The experiments presented in this paper are a part of a project on the ecology of some *Sphagnum* species growing on ombrotrophic mires in eastern Sweden. The aim of the project is to relate the microdistribution of *Sphagnum* to environmental factors and to interspecific competition. The species differ ecologically mainly by occupying different parts of the hollow-hummock gradient, which means that they grow at different levels above the water table. In this paper three questions are discussed. Does a certain set of environmental conditions result in a different temperature in different species ? What is the relative

* Institute of Ecological Botany, Box 559, S-751 22 Uppsala, Sweden.

Cryptogamie, Bryol. Lichénol. 1984, 5, 4 : 361-372.

importance of species, shading, water availability and microtopography for temperature in *Sphagnum* vegetation ? If there are differences in temperature, are these of ecological importance ?

There are several factors which could influence the surface temperature in a mire covered by *Sphagnum* : Properties of the species (different albedo and evapotranspiration), shading by field-layer species, water available for evapotranspiration, the microtopography of the mire, wind, heat capacity and conductivity of the peat, to mention the most important ones.

MATERIALS AND METHODS

PLANT MATERIAL AND TEMPERATURE MEASUREMENTS

The field experiments were performed from 31 July to 7 August 1981 on the mire Ryggmossen, an ombrotrophic mire 30 km NW of Uppsala, eastern Sweden. The weather during the period can be described by data from the meteorological station at Ultuna (31 km SE Ryggmossen). At 13.00 the temperature at 2 m above ground was between 18.7 and 24.0°C with daily maxima between 20.1 and 25.5°C and minima between 11.3 and 15.3°C. Wind speed was 3.8 -7.2 m/s and the relative sunshine duration, expressed in per cent of the time with solar elevation $> 5°$ according to RODSKJER & TUVESSON (1972), was 62-88 %. At the mire there was no precipitation and temperature measured at 13.00 at 20 cm above mire surface was between 22.3 and 27.3°C.

The dominant *Sphagnum* species of the central, treeless part of this bog are *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. balticum* (Russ.) C. Jens., *S. tenellum* (Brid.) Brid., *S. rubellum* Wils. and *S. cuspidatum* Hoffm. The hummocks are built up by *S. fuscum* with the less common *S. rubellum* growing on the lower parts. In the hollows *S. balticum* dominates with *S. tenellum* covering small areas or growing as separate shoots in the *S. balticum* carpets. Four of the species (*S. fuscum, S. balticum, S. tenellum* and *S. rubellum*) have an erect growth form, whereas *S. cuspidatum* differs by having floating stems and growing in the wettest hollows. It is not included in the experiments reported here. For a detailed description of the site, see DU RIETZ & NANNFELDT (1925) and DU RIETZ (1950).

Samples of *Sphagnum* were collected in plastic cylinders (diameter 15 cm, height 7 cm). The samples were carefully cut out of the moss carpet with scissors so that plant density and peat structure remained unaffected. The following criteria were used when choosing the places were the samples were collected.

- The sample should contain as few plants other than *Sphagnum* as possible. If vascular plants occurred these were carefully removed.
- The sample should contain only one species of *Sphagnum*.
- The surface should be smooth and horizontal.

All samples were dried at room temperature. In the cases where the temperature was to be measured in wet mosses, the cylinders were surrounded by a

plastic bag and filled with water up to 2 cm below the capitula of the mosses. To minimize direct solar heating of the cylinders, their south-facing sides were covered with white paper. All field experiments were made on a treeless part of the mire.

To simplify the handling of the pots these were placed above the bog surface rather than being sunk into the bog. It was shown that wet pots on the plank cooled quicker and reached lower temperature at night than wet ones in the bog. They also warmed more quickly in the morning, but between 8 a. m. and 10 p. m. the course of the temperature curves and the maximum temperature between the treatments was much smaller in dry samples.

The temperature was measured every hour with thermistors sheathed in a reflective stainless steel tube and mounted to a Grant recorder (maximum error 1°C). During the day only readings during sunny conditions, and at night readings from approximately every 4th hour were used in the diagrams. The thermistors were placed horizontally 0.5-1.0 cm below the surface, 3 in each sample.

The between pot variation was checked in an experiment in which the temperature in four pots containing *S. fuscum* was measured first in dry and then in wet conditions. The largest difference between pots was 2°C.

Each experiment lasted for approximately one night and one sunny day. Air temperature was measured close to the experiment, 20 cm above the mire surface with a thermistor with a radiation shield.

Temperature measurements were made in the top centimetre of the *Sphagnum* vegetation, because the conditions in the capitula are of great importance for the physiology of the species. JOHANSSON & LINDER (1980) showed that in *S. fuscum* 98 % of the net photosynthesis occurred in this zone. For *S. balticum* the value was 60 %.

EXPERIMENTAL DESIGN

Effect of exposure and moisture. — Cylinders with *S. fuscum* were placed at 15° slope towards N, E, S and W and at 30° slope towards S and N. The inclinations were achieved by placing the cylinders on a «hummock» made of polystyrene. Two cylinders were placed horizontally. In a first experiment all samples were dry except one of the horizontal. In a second experiment all were wet except one on the horizontal.

Effect of shading and moisture. — The cylinders were shaded by placing nylon mesh horizontally, 3 cm above the cylinders. The following levels of shading were used :

Level 0 : unshaded.

Level 1 : 1 layer of mesh, c. 40% reduction in PAR (measured with a Lambda Quantum Sensor).

Level 2 : 2 layers of mesh, 65-70 % reduction in PAR.

For each level, one wet and one dry sample of *S. fuscum* was tested. All

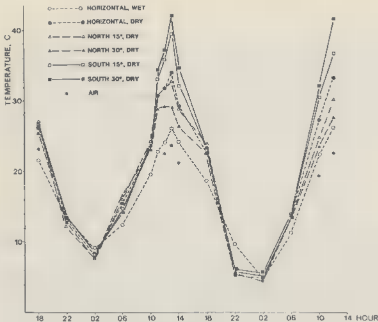

HORIZONTAL, WET
HORIZONTAL, DRY
NORTH 15°, DRY
NORTH 30°, DRY
SOUTH 15°, DRY
SOUTH 30°, DRY
AIR
TEMPERATURE, C
40
30
20
10
18
22
02
06
10
14
18
22
02
06
10
14 HOUR

Fig. 1

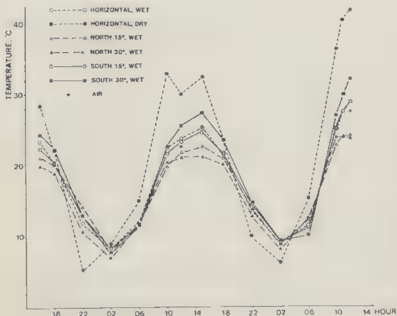

HORIZONTAL, WET
HORIZONTAL, DRY
NORTH 15°, WET
NORTH 30°, WET
SOUTH 15°, WET
SOUTH 30°, WET
AIR
TEMPERATURE, C
40
30
20
10
18
22
02
06
10
14
18
22
02
06
10
14 HOUR

Fig. 2

cylinders were placed horizontally on a plank.

Effect of species and moisture. – One wet and one dry sample of *S. fuscum*, *S. balticum*, *S. tenellum* and *S. rubellum* respectively were placed horizontally on a plank.

Temperature at different water contents. – The temperature in *S. fuscum* and *S. balticum* was also studied in the laboratory. The samples were heated by a 200 W lamp (tungsten filament), and an electric fan was used to mix the air. Initially the samples were wet, but they dried out during the experiment. At 0, 5, 9, 24, 36 and 52 hours the water content in the capitula, defined as the top centimetre of the shoots (cf. CLYMO 1970), was measured in 3 shoots from each sample so that the temperature could be related to water content. Water content was calculated as percentage of dry weight. Two samples of each species were used. One sample of each species had its centre at 35 cm distance from the lamp and 50 cm from the fan. The other samples had their centra placed 30 cm from the lamp and 65 cm from the fan.

RESULTS

The differences between the readings from the three thermistors in the same cylinder were always very small. The standard error of the mean was in most cases between 0.2 and 0.6°C and rarely exceeded 1°C. In the diagrams and tables only the mean values are given.

In the following the interest will mainly be focused on the high temperatures occurring around noon. At these occasions the air temperature is indicated in the diagrams. In the text and tables Δt refers to the difference in temperature between the moss and the air (STOUTJESDIJK 1977). Solar noon at the site occurs about 15 minutes before noon local time.

EFFECT OF EXPOSURE AND MOISTURE

The results are shown in Fig. 1 (dry samples) and Fig. 2 (wet samples). The east- and west-facing samples are omitted in the diagrams to make them easier to interpret. As expected these samples in general had intermediate temperatures when compared to the south- and north-facing ones, but reached higher temperature before and after noon respectively.

Fig. 1. – Effect of exposure (microtopography) on temperature in dry samples of *Sphagnum fuscum*. A wet horizontal sample was included for comparison. 31 July - 2 August 1981.

Fig. 2. – Effect of exposure (microtopography) on temperature in wet samples of *Sphagnum fuscum*. A dry horizontal sample was included for comparison. 3-5 August 1981.

There is a rapid increase in temperature before noon, especially in dry samples, and differences between the treatments mainly occur around noon. In the «dry» experiment (Fig. 1) there is a marked effect of direction and an additional effect of angle of slope. The sample with 30° slope towards the south reaches about 42°C, 8°C higher temperature than the horizontal sample and $\Delta t = 18°C$. The temperature reduction in the dry north-facing samples is smaller than that in the wet horizontal one, when compared to the dry horizontal sample. The north-facing samples have Δt values of 5-8°C.

In the «wet» experiment (Fig. 2) the differences between the treatments are smaller. The sample inclined 15° towards the south has the same temperature as the horizontal one. An angle of 30° towards the south gives higher temperatures but not as high as in dry horizontal cylinder. There is very little difference between the two north-facing samples, but both in the «dry» and in the «wet» experiments the 30° samples had lower temperature than had the 15° samples. In the «wet» experiment the north-facing samples have Δt values of – 3°C to - 4°C.

EFFECT OF SHADING AND MOISTURE

The temperature curves follows the same pattern as in Fig. 1 and 2 and the results of the experiment are summarized in Table 1 which gives the temperatures at the occasion when the largest difference between the species was found.

	Dry		Wet	
Treatment	temp °C	Δt °C	temp °C	Δt °C
Unshaded	39.9	14.6	24.1	-1.2
Shading level 1	36.5	11.2	23.7	-1.6
Shading level 2	30.7	5.4	21.8	-3.5

Tab. 1. – Effect of shading on day temperature and Δt (difference between moss and air temperature) in dry and wet samples of *S. fuscum*. 7 August 1981 at 11 p. m. Air temperature 25.3°C. Sun elevation 46.6°.

When dry *S. fuscum* was shaded the day temperature was strongly reduced, although there was almost no effect upon the night temperature. The reduction in day temperature was however not as large as that achieved when a dry and a wet unshaded sample was compared (9.2°C reduction compared to 15.8°C). When the moss was wet shading had a much smaller effect, and the temperature reduction was only a few degrees.

EFFECT OF SPECIES AND MOISTURE

Table 2 gives the temperature at the occasion with the largest differences between the treatments. In dry condition a somewhat lower temperature is indicated for *S. balticum* than for the other species, but the difference (ca.

1.5°C) is small when compared to the difference between a wet and a dry sample of *Sphagnum* (ca. 10°C). When the four species were compared in wet condition the differences between them were less than 1°C.

	Dry		Wet	
	temp	Δt	temp	Δt
Species	°C	°C	°C	°C
S. fuscum	37.8	11.2	27.8	1.2
S. balticum	36.4	9.8	27.1	0.5
S. tenellum	37.9	11.3	27.5	0.9
S. rubellum	38.2	11.6	27.9	1.3

Tab. 2. — Temperature and Δt (difference between moss and air temperature) in dry and wet samples of four species of *Sphagnum*. 6 August 1981 at 12 o'clock. Air temperature 26.6°C. Sun elevation 46.9°.

TEMPERATURE AT DIFFERENT WATER CONTENT

In the laboratory experiment the temperature increased with time as described in Fig. 3. By mistake the lamp was turned off during the nights («dark» periods in the diagram). For the first 30 hours the temperature is nearly the same in the two species. After this period *S. balticum* is almost dry and its temperature increases. The temperature of *S. fuscum* keeps constant until after 36 hours for the sample at 50 cm distance from the fan and 52 hours for the sample at 65 cm.

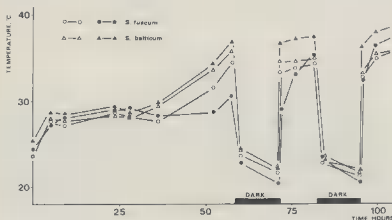


Fig. 3. — Temperature in samples of *Sphagnum fuscum* and *S. balticum* in the laboratory experiment. Open symbols : 35 cm from lamp, 50 cm from fan. Closed symbols : 30 cm from lamp, 65 cm from fan.

The relation between temperature and water content is given in Fig. 4. After the initial rise, the temperature stabilized, independently of changes in water content. The next increase in temperature occurred as the water content falls below 200 %.

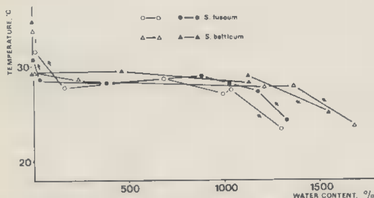


Fig. 4. – Relation between temperature and water content in *Sphagnum fuscum* and *S. balticum* in the laboratory experiment. Open symbols : 35 cm from lamp, 50 cm from fan. Closed symbols : 30 cm from lamp, 65 cm from fan.

At the end of the experiment the temperature was higher in the samples placed nearest to the lamp, but a difference between the species existed a long time after they were dry in the capitula. Obviously the amount of water available below the capitula is different and affects the temperature.

DISCUSSION

It seems obvious that if a quite dry moss is compared with a wet one this will give a larger temperature difference than any other treatment and demonstrate the role of evapotranspiration. The fact that dry *Sphagnum* moss has a lighter colour and therefore should reflect more sunlight is of less importance. The large thermal capacity of water is demonstrated by the differences in reaction time between a dry and a wet sample which can be seen in Figs. 1 and 2. As shown by LANGE (1954), poikilohydrous plants have a very small thermic inertia in the dry state, and will therefore increase their temperature even after a very short period of sun exposure.

The comparison of a dry and a wet sample was the only case in which a difference in night temperature was found. BJÖRKBÄCK et al. (1970) found a smaller diurnal temperature amplitude in wet than in dry parts of a mire,

measuring with a scanning infrared radiometer from aircraft.

The relation between temperature and water exists when the water factor is expressed as water content in the moss. The relation between the water content and the height above the water table (i. e. the position in the hollow-hummock gradient) is not at all straight-forward. As is shown by OVERBECK & HAPPACH (1957) the moss species in the hollows can be drier than those on the hummocks at times with low water table because of differences in their ability to transport water to the capitula, or in their water-holding capacity. The hummock species will retain water in their capitula better than will the hollow species. The situation will be most critical for a hollow species growing at a higher position than usual, especially on the south-facing slopes of hummock. Differences in the water loss between different species of *Sphagnum* was demonstrated by CLYMO (1973). The results presented here indicate that these differences in evapotranspiration were not large enough to create temperature differences at the level where the thermistors were placed, although it may have an effect at the surface.

As shown in the laboratory experiment with *S. fuscum* and *S. balticum* (Fig. 4), over a large interval of water content, the temperature seems to be independent of the actual value of the water content. The temperature increase which occurs as the water content falls below 200 % suggests that a marked decrease in evapotranspiration occurs at this stage.

It seems obvious that microtopography has a larger effect than shading in wet *Sphagnum* vegetation. In the dry state temperature is more reduced in a shaded sample than in a sample inclined to the north, but the comparison is complicated by the fact that the experiments were made on different days. It can be seen from Figs 1-2 and Tables 1-2 that the difference between a dry and a wet horizontal sample of *S. fuscum* shows a large variation from day to day and ranges from ca. 8°C to 16°C. If this difference between a dry and a wet sample is used as a standard to which treatment effects can be related it turns out that the effect of shading level 1 is about the same as the effect of an inclination of 15° to the north, and that level 2 corresponds to the 30° inclination. The large effect of microtopography on temperature in *Sphagnum* vegetation was also reported by CLYMO & HAYWARD (1982).

If the experiments are compared in terms of Δt it could be noted that in wet conditions small negative values of Δt were found when the samples were shaded ($\Delta t = -3$°C) or inclined to the north ($\Delta t = -4$°C), and positive values when samples were inclined 30° to the south ($\Delta t = 3$°C). These conditions could be referred to as cool humid and warm humid respectively, in the terminology of STOUTJESDIJK (1980). In horizontal, unshaded samples the temperature differed very little from air temperature.

Dry samples in general have $\Delta t > 0$°C (warm dry conditions). The largest value ($\Delta t = 18.3$°C) was found in the sample inclined 30° to the south (Fig. 1), whereas Δt of horizontal samples was between 8 and 14°C.

The tolerance of bryophytes for high temperature was investigated by LANGE (1955) and NÖRR (1974). These authors found that most species

survived temperatures up to 85-100°C in the dry state. However, the *Sphagnum* species included in the experiments (*S. nemoreum*, *S. rubellum*, *S. cuspidatum* and *S. palustre*) did not survive the desiccation procedure which was made over P_2O_5 for 30-50 hours. NÖRR (1974) found that *S. nemoreum* had a very high temperature tolerance in the wet state; it survived temperatures up to 46°C and the shoots were not injured until the temperature reached more than 44°C. NÖRR concludes that *S. nemoreum* shows a very high temperature tolerance even when moist but a low tolerance to extreme desiccation, and that heat injuries could not be expected to occur in the natural habitat of this species. HEARNSHAW & PROCTOR (1982) showed that there are large differences in the time that different bryophytes can tolerate high temperature in the dry state, but *S. rubellum* has been observed to tolerate a surface temperature above 40°C during the greater part of the day during a drought period (TATTERSFIELD 1976).

The results presented here indicate that it is improbable that *Sphagnum* mosses will ever reach the lethal temperature in the investigation area. The highest temperatures found were 45°C in a dry sample and 30°C in a wet one. It should however be noted that surface temperatures will be higher than those recorded 0.5 - 1.0 cm below surface, so that temperatures reported here are not really maximum temperatures. The highest surface temperature reported by SCHMEIDL (1965) were 62.6°C and 43.7°C respectively.

DILKS & PROCTOR (1975) found optimal temperature for net assimilation in bryophytes to be 25-30°C and the upper temperature compensation point at ca. 35-40°C, but their study did not include any species of *Sphagnum*. Lower optima for assimilation were reported by STÅLFELT (1937) in a study including *S. girgensohnii* (a shade-tolerant species, only rarely seen in open habitats), and by OECHEL (1976) in some arctic mosses. DILKS & PROCTOR (op. cit.) remark that their experiments were made in a higher CO_2-concentration than natural and that their results were therefore not fully comparable to a field situation.

In the cases of high temperature in connection with low water content, lack of water could well be the main problem for the plants. The temperature increase in the laboratory experiment (Fig. 4) occurred at water contents below 200 % of the dry weight. TITUS et al. (1983) showed that net photosynthesis in *Sphagnum* is strongly hindered at water contents below 400 %. It is obvious, however, that wet *Sphagnum* mosses will quite often reach temperatures above the optimal on the Ryggmossen mire, and (at least for short periods around noon) also reach the upper temperature compensation point.

Even though the temperature is approximately the same in different species under a given set of environmental conditions, the species may react in different ways to high temperatures as well as to low water content. In a competitive situation (where two or more species occur in the same micro-habitat) the response of the species to the environmental conditions will be important. Data about the rate of photosynthesis of the different species at different temperatures and water contents could be very informative.

As the capitula of the hollow species dry out more quickly than those of the hummock species, their photosynthesis could more often be both temperature- and water-limited. The discussion is however somewhat complicated by the fact that the conditions in the capitula are more important in *S. fuscum* than in *S. balticum*. JOHANSSON & LINDER (1980) showed that *S. fuscum* has almost all its photosynthesis in the capitula, whereas in *S. balticum* 40 % of the photosynthesis occurs below the capitula.

ACKNOWLEDGEMENT. – I am grateful to Märta Ekdahl, Wendy Hatton, Villy Jungskär, Agneta Nordgren and Aina Vallin for technical assistance. I would also like to thank Ingvar Backéus, R.S. Clymo, Hakan Hytteborn, Eddy van der Maarel, Kurth Pertuu and Hugo Sjörs who made valuable comments on the manuscript at different stages. Financial support was given by Anna and Gunnar Vidfelt's fundation and the Swedish Natural Research Council.

REFERENCES

BJÖRKBÄCK F., MARKLUND E., SELLIN L., WALLIN L. & ÅGREN C.-H., 1970 – Myrkartering med hjälp av flygfoto och termografi. *Fauna & Fl.* 65 : 234-246.

CLYMO R.S., 1970 – The growth of *Sphagnum* : methods of measurement. *J. Ecol.* 58 : 13-49.

CLYMO R.S., 1973 – The growth of *Sphagnum* : some effects of environment. *J. Ecol.* 61 : 849-869.

CLYMO R.S. & HAYWARD P.M., 1982 – The ecology of *Sphagnum*. *In* : SMITH A.J.E., Bryophyte ecology. London : Chapman & Hall. Pp. 229-289.

DILKS T.J.K. & PROCTOR M.C.F., 1975 – Comparative experiments on temperature responses of bryophytes : assimilation, respiration and freezing damage. *J. Bryol.* [redacted] : 317-336.

DU RIETZ G.E., 1950 – Phytogeographical excursion to the Ryggmossen Mire near Uppsala. *Seventh International Botanical Congress, Stockholm 1950. Excursion guides*, A II b3.

DU RIETZ G.E. & NANNFELDT J.A., 1925 – Ryggmossen und Stigsbo Rödmosse, die letzten lebenden Hochmoore der Gegend von Uppsala. *Svenska Växtsociol. Sällsk. Handl.* 3.

HEARNSHAW G.F. & PROCTOR M.C.F., 1982 – The effect of temperature on the survival of dry bryophytes. *New Phytol.* 90 : 221-228.

JOHANSSON L.-G. & LINDER S., 1980 – Photosynthesis of *Sphagnum* in different microhabitats on a subarctic mire. *In* : SONESSON M., Ecology of a subarctic mire. *Ecol. Bull.* 30 : 181-190.

LANGE O.L., 1954 – Einige Messungen zum Wärmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioklimat. Ser. B*, 5 : 182-190.

LANGE O.L., 1955 – Untersuchungen über die Hitzeresistenz der Moose in Beziehung zu ihrer Verbreitung. I. Die Resistenz stark ausgetrockneter Moose. *Flora* 142 : 381-399.

NÖRR M., 1974 — Hitzeresistenz bei Moosen. *Flora* 163 : 388-397.

OECHEL W.C., 1976 — Seasonal Patterns of Temperature Response of CO_2 Flux and Acclimation in Arctic Mosses Growing *in Situ*. *Photosynthetica* 10 : 447-456.

OVERBECK F. & HAPPACH H., 1957 — Über das Wachstum und den Wasserhaushalt einiger Hochmoorsphagnen. *Flora* 144 : 335-402.

RODSKJER N. & TUVESSON M., 1972 — Duration of Sunshine and Global Radiation at Ultuna. *Swedish J. Agric. Res.* 2 : 45-55.

SCHMEIDL H., 1965 — Oberflächentemperaturen in Hochmooren. *Wetter & Leben* 17 : 87-97.

STOUTJESDIJK P., 1977 — On the range of micrometeorological differentiation in the vegetation. *In* : DIERSCHKE H., Vegetation und Klima. Vaduz : J. Cramer. Pp. 21-34.

STOUTJESDIJK P., 1980 — The Range of Micrometeorological Diversity in The Biological Environment. *Int. J. Biometeorol.* 24 : 211-215.

STÅLFELT M.G., 1937 — Der Gasaustausch der Moose. *Planta* 27 : 30-60.

TATTERSFIELD D.M., 1976 — A physiological study of *Sphagnum rubellum* in relation to microclimate. *In* : RAWES M., Moor House 17th annual progress report, p. 23.

TITUS J.E., WAGNER D.J. & STEPHENS M.D., 1983 — Contrasting water relations of photosynthesis for two *Sphagnum* mosses. *Ecology* 64 : 1109-1115.

ISOLATION OF *EVERNIA PRUNASTRI* (L.) ACH. PHYCOBIONT, STUDY OF ITS RESPONSE TO CLIMATIC VARIABLES AND ECOLOGICAL SIGNIFICANCE

M.I. ORUS* and M.P. ESTEVEZ**

SUMMARY. – An easy and rapid method is described for the isolation of *Trebouxia* phycobiont of *Evernia prunastri*, that allows the assay of rates of photosynthetic O_2 evolution. The method is used in this work to investigate the specific photosynthetic activity of the algal component during year cycles and also under laboratory controlled conditions. There is a clear relationship, slightly delayed, between the activity and the changes in relative humidity. With other climatic variables the relationship is not so clear. Delayed response to increasing humidity reflects a slow water uptake. Optimum O_2 evolution rates occur between 10 and 65 % RWC. When thalli are uninterruptedly kept in an atmosphere close to water saturation, they reach higher RWCs and photosynthetic O_2 evolution decays. In this situation the whole thallus shows a visible decay that can be correlated with an extremely low concentration of lichen substances. The low efficiency of the photosynthetic apparatus under adverse conditions is counterbalanced by the increase in its level of photosynthetic pigments : there is an inverse evolution of the specific activity and the chlorophyll concentration in the thallus. This adaptative mechanism of the phycobiont accounts for *Evernia prunastri*'s successful colonization of its environment in Central Spain holm-oak woods.

INTRODUCTION

The special nature of lichens implies that the survival of a particular organism depends on the capability of adapting its metabolism to the conditions imposed by the environment. While higher plants present morphological structures and physiological adaptations that allow them to be partly independent from their habitat, lichens lack cuticle and stomata and are unable to regulate water uptake and water losses. Thus, their metabolism must be ready to adapt itself to ambient fluctuations; otherwise they become dormant, limiting their activity to

* Departamento de Biología General, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma, Madrid 34, Spain.

** Catedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Biología, Universidad Complutense, Madrid 3, Spain.

Cryptogamie, Bryol. Lichénol. 1984, 5, 4 : 373-387.

the favourable conditions as described by BERNER (1976) for some French communities and by LANGE (1969) for *Ramalina maciformis* of the Negev desert. If this mechanism fails they get seriously damaged or killed as occurred with large *Parmelia* in response to cold injury (SHOWMAN 1979) or with *Cladonia* in very hot habitats (KAPPEN & SMITH 1980).

Apart from the saprophytic and/or parasitic relationship with the photophytes (ESTEVEZ et al. 1980, ORUS et al. 1981), algal photosynthesis is the main resource of the symbiosis and thus, must be the principal way of adjusting the lichen metabolism. The work of LECHOWICZ (1982) supports this idea : drawing on data for 42 species he showed that the optimal values of several climatic parameters for maximal net photosynthesis of a particular lichen can be predicted by regression lines of climatic variables.

In spite of the extensive literature dealing with this point, the authors generally describe only the response and the adaptative strategy of symbiosis. The work of VICENTE & VALLE (1979) is an exception, since they study the seasonal variations of the phycobiont itself and suggest a possible mechanism to explain such variations : in the case of *Ramalina calicaris* the lichen substances would regulate the algal photosynthesis through chelation of the chloroplastic manganese and iron. In less specific studies, KÄRENLAMPI (1971) demonstrated that the productivity of various *Cladonia* species was linearly related to rainfall and poorly related to light and temperature; KERSHAW (1972) found that in 5 out of 12 lichens studied a plastic physiology appeared, reflected in the fact that the maximum net assimilation was present at different levels of thallus saturation and in direct correlation with the water availability in their microhabitat. While *Cladonia alpestris* from open sites presented maximal net photosynthesis at 30 % relative water content (RWC) and near maximal at 12 % RWC, *C. alpestris* from under a spruce canopy had its maximum at 52 % RWC and a low efficiency at low RWCs (KERSHAW & ROUSE 1971). LECHOWICZ & ADAMS (1974) found, in three frequently sympatric species of *Cladonia* and in different seasons, different patterns of response of net photosynthesis and dark respiration to RWC, irradiance and temperature. This fact gave them a basis to take into consideration a microhabitat differentiation for such species.

Some examples show that a usual strategy in lichens is precisely the adjustment of their rate of maximal photosynthesis per gram of dry weight to the conditions prevailing at every moment and microhabitat, in order to yield at maximum under a changing environment, although this does not mean that productivity is the same under different regimes. However, these ecological studies do not analyse the mechanism that accomplishes this adaptation : whether it operates through the adaptation of maximal specific activity of the phycobiont or through changes in the thallus content of photosynthetic cells or pigments (a seasonal variation has been described by VICENTE & VALLE, 1979, and by HARRIS 1971). Even the fungus itself can be responsible for this adaptation, by means of seasonal changes in respiration rates, as shown by SMITH (1961). In fact, both TEGLER & KERSHAW (1980) for *Cladonia rangiferina* and HARRIS (1976) for *Parmelia sulcata* and *P. caperata* have

indicated that, to some extent, changes in fungal respiration at different conditions, account for changes in net photosynthesis.

In this work we study the response of the phycobiont to natural and laboratory changing conditions in the particular case of *Evernia prunastri* of El Pardo, to see its contribution to the adaptative strategy of the symbiosis.

MATERIAL AND METHODS

Plant Material. – Lichen species in this work was *Evernia prunastri* (L.) Ach. collected weekly from September 1980 to August1981 and monthly from September 1981 to August 1983 at the holm-oak wood of El Pardo, close to Madrid. Thalli were chosen between 7,5 and 15 cm^3 in size and randomly collected at all exposures and at 1-1,75 m from the ground. The samples were kept in plastic bags and brought immediately to the laboratory for assay. Also. sets of samples were placed under laboratory controlled conditions of relative humidity and temperature (see tab. II) for one day, one week and one month.

Isolation of the algal symbiont. – Two grams of fresh thallus were washed with distilled water and then ground in a mortar with NaCl 2 %, followed by homogenization in a VirTis homogenizer to ensure maximum disruption of the tissue. Volume was taken to 60 ml and filtered consecutively through four and sixteen layers of gauze of standard mesh size (21 threads cm^2). The crude extract was centrifuged in a small centrifuge reaching 450 xg in 90 seconds and then stopped. Pellets were thoroughly mixed and resuspended in the original volume and the centrifugation step repeated five more times. Through all the process cold medium was employed. The final pellet containing *Trebouxia* cells was resuspended in 15 ml of a mineral medium used for the culture of the unicellular green alga *Chlorella* (RODRIGUEZ-LOPEZ M. 1964).

Net photosynthesis and dark respiration. – They were estimated by means of O_2 exchange, measured during 15 minutes, using a YSI electrode and a Clark type polarographic sensor. The assay temperature was maintained at 25°C and the illumination for O_2 evolution assays was provided by Osram lamps with a flux density of 10 $W.m^{-2}$. Specific activity in photosynthesis was expressed as μg O_2 evolution.mg chlorophyll^{-1} .mn^{-1}.

Chlorophyll content. – Both of the fresh thallus and of the algal suspension was determined by an 80 % acetone extraction, following the method described by STRAIN et al. (1971).

Lichen substances concentration was estimated by soaking, once dried, two grams of fresh thallus during 15 minutes in pure acetone and filtering the acetone extract on Whatman no. 1 paper. The phenolics were allowed to dry and weighed (VICENTE 1975).

Hydric status of the thalli was estimated using the formula :

$$\frac{\text{fresh weight - dry weight}}{\text{fully turgid weight - dry weight}} \times 100.$$

Fully turgid weight was measured after allowing the thalli to get water saturated by soaking in water for several hours. This expression of water content was at first termed «Relative Turgidity» (RT) but this term was somehow misleading and it was suggested that «Relative Water Content» (RWC) would be a preferable term (BARRS 1968).

RESULTS

The isolation method of the algal symbiont developed for the purpose of this work was selected after testing different combinations of very simple techniques, in order to ensure a rapid isolation and a pure extract. It was developed by changing the volume of the extracts, the number of gauze filtering layers and the centrifugation regime, and by simultaneous microscopic examination, until the best results were obtained. In *Evernia*, the algae are mainly located under the upper cortex and tied to the cortical hyphae. For this reason, a large fraction of the algae originally present in the lichen thallus was lost in

Sample	Pellet weight	Extracted chlorophylls	Thallus chlorophylls	Percentage
1	265	71,10	330,69	21,5%
2	243	75,80	325,32	23,3%
3	229	60,00	252,10	23,8%
4	226	62,63	240,88	26,0%
5	224	48,36	227,04	21,3%
6	221	54,50	243,30	22,4%
7	221	64,08	253,28	25,3%
[illegible]	220	52,93	226,20	23,4%
9	218	47,40	175,56	27,0%
10	216	58,36	242,15	24,1%
11	195	40,80	155,13	26,3%
12	193	45,24	190,89	23,7%
13	189	32,16	130,73	24,6%
14	188	38,85	169,65	22,9%
15	183	24,14	113,33	21,3%

Tab. I. — Recovery of pure algae expressed as pellet wet weight (mg), total chlorophylls (µg) in the thallus and in the algal extract and as percentage of chlorophyll in the extract against chlorophyll in the thallus.

the filtering steps, when the small fragments of cortex and the bigger hyphae of the crude extract were removed. The second filtration is important to avoid the precipitation of the fragments of cortex, when centrifuging the extract to collect the algal fraction. Centrifuging at forces higher than 450 xg resulted in an unavoidable precipitation of hyphae fragments, while under a lower centrifugation regime the percentage of algae lost in the centrifugation steps was considerable. At 450 xg, the percentage of algae lost in the discarded supernatants was negligible. The successive washing of pellets in a large volume of medium was the key for separating small fragments of hyphae attached to the algae.

The recovery of pure algae was about 100 mg of wet weight per gram of fresh thallus, although this varied depending on the relative amount of phycobiont in each sample. Nevertheless it was confirmed that the recovery of algae was proportional to the total algae in the sample with a mean value of about 23 %. Tab. I compares pellet wet weights, total chlorophylls of standard two grams samples, and total chlorophylls in the pellet of such samples, corresponding to 15 intentionally different samples of *E. prunastri* (in size, exposure, substrate, date of collection, etc.).

Seasonal variation of the photosynthetic activity estimated as O_2 evolution by the phycobiont, immediately upon isolation from the lichen thalli, are reflected in Fig. 1. The maximum values correspond to a period between mid November and the end of December, when they suddenly fall. Then, they begin a progressive rise during the winter months and early spring, to reach a second high activity period between mid April and mid May. Then again, there is a rapid decrease and extremely low rates of photosynthetic O_2 evolution are recorded during the summer, similar to those registered at the beginning of the assay in September of the preceding year, before the late fall recovery was initiated.

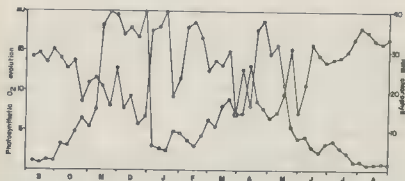


Fig. 1. – Photosynthetic O_2 evolution estimated as μg O_2 evolved .mg chlorophyll^{-1} .mn^{-1} (O) and chlorophyll concentration as μg of chlorophyll in the extract of 1 g (dry weight) of thallus (●) of *Evernia prunastri* from September 1980 to August 1981.

Under natural conditions a direct correlation between the photosynthetic O_2 evolution and seasonally changing parameters such as sunshine, daily mean temperature (Fig. 2) or even rainfall (Fig. 3), cannot be found, although they are important to explain the lichen behaviour. Fig. 2 shows that the evolution of weekly mean temperatures and hours of sunshine follows a similar pattern. Both parameters decrease gradually during autumn; during the winter, hours of sunshine oscillate around a mean value of 7,6 and then increase again in the spring and summer months. Temperatures in winter and until March oscillate around 10,1°C and then, they increase. Broadly, this is the evolution of both parameters, although the temperatures decay during the fall and the rise of hours of sunshine during the spring and summer, show ample oscillations. There is not parallelism between these parameters and the graph that describes the changes in photosynthetic O_2 evolution by the phycobionts.

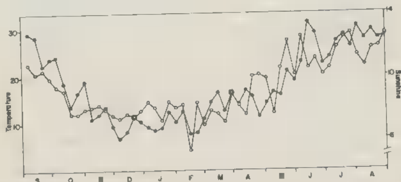


Fig. 2. — Weekly mean temperatures (●) and hours of sunshine (○) from September 1980 to August 1981.

The data of rainfall are remotely comparable with the algal behaviour : most rainy weeks occurred just before or during periods when algae showed high values of photosynthetic O_2 evolution; however, this coincidence is not a direct correlation and must reflect exclusively the fact that most rainy days take place during humid periods, because high values of photosynthetic O_2 evolution have been recorded even after one month without rain. On the other hand, rainy weeks during the dry season are not accompanied by remarkable increases of photosynthetic O_2 evolution.

However, a correlation can easily be found with relative humidity (Fig. 3). Peak values in activity correspond to periods with average daily values of 60-80 %. We can also notice that the response of activity to changes in relative humidity is delayed : a rising humidity is necessary before the activity increase is noticeable. The combination of short daylength, low minimum temperature and a decreasing though reasonable humidity might be the reason of the lower

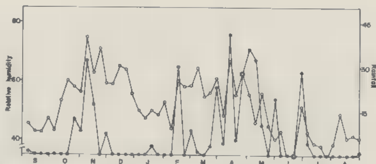


Fig. 3. – Weekly means of relative humidity in % (○) and weekly rainfall in $l.m^{-2}$ (●) from September 1980 to August 1981.

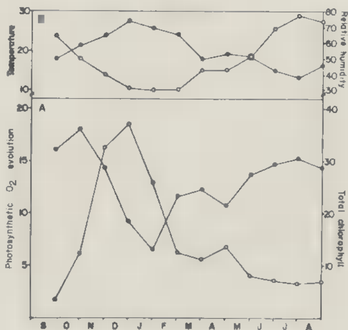


Fig. 4. – (A) Photosynthetic O_2 evolution estimated as μg O_2 evolved. mg chlorophyll^{-1} .mn^{-1} (○) and chlorophyll concentration as μg chlorophyll in the extract of 1 g (dry weight) of thallus (●) of *Evernia prunastri* from September 1981 to August 1983. (B) Monthly mean temperatures (○) and relative humidity (●) from September 1981 to August 1983. Data in this figure represent mean values of the same month of consecutive years.

RELATIVE HUMIDITY		90%			70%		50%		30%			
TEMPERATURE (ºC)		20	17	14	20	17	23	20	25	21	15	7
R W C after	1 day	43,79	41,22	29,86	7,74	6,79	4,33	4,63	2,22	2,97	3,18	4,26
	1 week	63,00	65,18	45,88	9,88	7,54	4,10	4,39	2,47	3,17	2,53	3,68
	1 month	100,00	75,04	69,90	12,55	10,30	4,11	4,23	3,19	3,52	3,33	2,59
Lichen substances (mg) after	1 day	39,6	41,3	38,0	41,9	42,1	43,8	40,2	39,5	42,1	43,5	45,1
	1 week	43,9	43,8	43,9	44,6	48,8	41,7	46,3	39,0	40,9	42,3	45,7
	1 month	1,8	2,4	11,6	36,9	44,0	50,0	43,9	40,9	43,8	40,3	36,9
Photosynthetic O_2 evolution: Ratio to control sample after	1 day	< 0	< 0	< 0	< 0	< 0	< 0	< 0	1:1,2	1:0,6	1:1,1	1:1,0
	1 week	1:5,6	1:5,7	1:6,8	1:3,3	1:4,1	1:1,6	1:1,6	1:0,7	1:1,1	1:0,6	1:1,4
	1 month	0	0	0	1:5,8	1:6,3	1:1,9	1:2,2	1:0,5	1:1,3	1:0,7	1:1,8
Dark respiration µg O_2/ml/mn after	1 day	0,67	0,60	0,51	0,83	0,74	0,81	0,72	0,60	0,47	0,53	0,36
	1 week	0,98	1,10	0,90	0,75	0,90	0,92	0,78	0,75	0,83	0,93	1,20
	1 month	0,35	0,24	0,17	0,70	0,80	0,60	0,54	0,60	0,55	0,63	0,42

Tab. II. – Effect of relative humidity and temperature on *Evernia prunastri* samples collected during the dry season. After one day, one week and one month of laboratory controlled conditions, samples were recovered and their relative water content, the concentration of lichen substances and the photosynthetic O_2 evolution and dark respiration of the isolated phycobionts were analyzed. A set of samples was analyzed upon collection and used as control.

but acceptable activity registered during the winter time. On the other hand, high temperatures, together with low humidity promoted extremely poor activities, even when daylength and light intensity were at the highest.

A monthly follow-up of this behaviour during two years (September 1981 - August 1983) confirmed our tentative results. Data in Fig. 4 show mean values for the two years. The climatology during this period followed a pattern similar to the one in the previous cycle, as far as temperature and relative humidity are concerned, although the increase in relative humidity during early spring was only slightly noticeable. The higher photosynthetic O_2 evolution corresponded to November-December, the same as the year before, but, in this occasion, also to January, coinciding with a longer humidity period. The spring increase was very poor, reflecting a low increase in air moisture. On the other hand, summer values were not as low as those recorded during the first year.

Fig. 1 also shows that the evolution of the chlorophyll content of the thallus is opposite to the specific activity estimated as O_2 evolved .mg chlorophyll^{-1} .mn^{-1}. Actually, the lowest concentration of photosynthetic pigments corresponded fairly well to both the fall and the spring peaks of photosynthetic O_2 evolution. With the exception of the chlorophyll decay registered during the last week of January and the first week of February, and also in early June, the rising values of activities were accompanied by decreasing amounts of pigments in the thallus. The same negative correspondence appears in Fig. 4 when we compare the mean values of the following two years with the specific activities in O_2 evolution. This time, higher chlorophyll concentrations were found from June to October, following, with a month delay, the low rates of photosynthetic O_2 evolution of such period. There is a secondary peak in pigments concentration during the winter time, of less significance than the one in 1981. In any case, this is not a proportional relationship : for instance, by no means the peaks in chlorophyll content registered in January and February in 1981 reflected the lowest specific activities that were recorded in August-September of that year. And it is not easy to determine whether variations of chlorophyll content follow or preceed variations of photosynthetic O_2 evolution, though the first hypothesis seems more likely.

Table II shows the results of our laboratory experiments. Sets of samples collected during the dry season were placed at 30, 50, 70 and 90 % relative ambient humidity at different temperatures. Samples were recovered after one day, one week or one month, in order to analyse their relative water content, the concentration of lichen substances in the thallus, the photosynthetic O_2 evolution and the dark respiration of the phycobionts. A set of samples collected at the same time was analyzed upon collection and used as control samples to compare the results of the different treatments. According to our experiments, *E. prunastri* thalli do not easily reach an equilibrium with the ambient moisture : the RWC of different samples, that initially was 2,85, increased gradually, this increase being more evident at high environmental humidity. Samples of 50 % RH were in equilibrium after one day, while those of 70 and 90 % RH were still not after one week. It can also be noticed that in this

atmosphere, the temperature seems to favour the RWC increase to some extent, while under drier conditions, the reverse situation occurs.

At the sight of the slow rate of water uptake noticed in these assays, we made a separate experiment (with *Evernia* from a different collection) to confirm in more details this rate of uptake, both from liquid water and from air, as a function of time (Fig. 5). Initial uptake from liquid water is rapid : half of it took place during the first thirty minutes. However, the rate of uptake was still high after four hours of immersion of the thalli in water, and further hydration was still clearly noticeable four hours later. It even continued between eight and twenty-four hours, although at a very low rate. The process of hydration in air of 60 % relative humidity at 18°C lasted for four days. Again, half of the total water was absorbed by the lichens during the first twelve hours but it was not until the fourth day that their water content was in equilibrium with the ambient moisture. Of course, the rate of uptake, that was very high during the first hours, decayed progressively through this period until the equilibrated hydration level was reached.

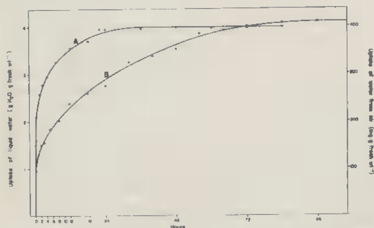


Fig. 5. — Water uptake of *Evernia prunastri*. (A) Uptake of liquid water at 18°C (g H_2O absorbed. g fresh weight^{-1}). (B) Uptake in air of 60 % relative humidity at 18°C (mg H_2O absorbed. g fresh weight^{-1}).

The concentration of lichen phenolics does not seem to be greatly influenced by different experimental conditions, at least in one month periods. The initial value of 40,5 mg/gram dry weight, in most cases, slightly enhanced after one week but the differences may not be significant because similar samples usually showed different concentrations of lichen substances. What is clear is the dramatic decay after one month in a highly water saturated environment. This decay in lichen phenolic compounds coincides with the invasion of the thallus by parasitic bacteriae and algae.

The photosynthetic O_2 evolution of phycobionts isolated from treated samples has been compared with that of the phycobionts isolated from the control sample. Results have been expressed in Tab. II as the ratio between the rate of O_2 evolution .mg chlorophyll^{-1} .mn^{-1} of the control sample and the rate of O_2 evolution of each one of the treated samples. We have seen that the exposure of equilibrated thalli with low RWC to theoretically better conditions causes a kind of «shock», since none of the 50-70-90 % RH samples was able even to show positive records of O_2 evolution. After one week 90 % RH samples showed the highest activity but the situation was reversed in one month measurements. Clearly, the most favourable condition is that of 70 % RH followed by the 50 % RH. In these, as well as in 30 % RH conditions, lower temperatures (with the exception of 9°C samples) corresponded to higher activities being recorded. Again, one month exposure to a 90 % ambient had a negative effect on *E. prunastri*'s physiology.

The measurement of dark respiration did not show such a marked variation at different times of exposure, in samples at the same ambient conditions, as did the O_2 evolution activity; in most cases, the values registered for one day samples were not very different from those for one month samples. Once more, the higher figures appeared when working with thalli placed at a 70 % relative humidity atmosphere, and 90 % samples showed a drastic reduction after one month. As it appears, for a given humidity the respiratory activity increases with temperature, although the results are far from being conclusive.

DISCUSSION

Despite the large number of ecological studies on lichens response to changing environmental conditions, very few have dealed with the specific behaviour of the algal symbiont. The isolation technique described in this work provides an easy, fast and suitable way for testing separately the *Trebouxia* phycobiont of *E. prunastri* and might also be successful with other species with slight changes in filtering and centrifuging steps. Methods have been described by MILLBANK & KERSHAW (1969) for *Nostoc* blue-green phycobiont and by ASCASO (1980) for *Trebouxia* of *Parmelia conspersa* and *Lasallia pustulata*, that give quantitative separation of algae but require a longer and more complicate handling of the samples, that includes centrifugation in sucrose or caesium chloride gradients and that may affect the viability or at least the cellular activity of the fresh algae. On the other hand, the simpler method of DREW (1966) for *Nostoc* of *Peltigera polydactyla* separates only about 5 % of the algae originally present in the thallus, while our method gives a recovery of about 23 %, that correspond to a wet weight of 100 mg of *Trebouxia* per gram of thallus. It may vary upon the phycobiont concentration in a particular sample.

To some extent, the photosynthetic behaviour of *E. prunastri* growing in El Pardo coincides with the fruticose *Ramalina calicaris* that VICENTE & VALLE (1979) evaluated during three years. They recorded maximum peaks

of photosynthetic O_2 evolution in freshly isolated chloroplasts in April-May and November-December and, although neither sampling years nor climatic conditions were stated, they presumably did not differ very much from the last three years and, therefore, maximum activities were correlated with high humidity periods. However, the strategy of *Ramalina* is different from that of *E. prunastri*. In *Ramalina* chloroplasts, the variation is accompanied by a more or less parallel evolution of photosynthetic pigments, a fact described also by HALE (1974) for different species of Western Europe. This opposite behaviour is not surprising if we consider that lichens are extremely plastic in their physiological adaptations. This fact has been repeatedly demonstrated by comparing lichens, that, in spite of being closely related, show diverse adaptative responses : this is the case of three *Cladonia* from the Wisconsin Pine Barrens (LECHOWICZ & ADAMS 1974) or even the case of thalli of a given species collected from sun and shade sites (LECHOWICZ & ADAMS 1973) or from microhabitats differing in xericity degree (KERSHAW 1972). As the photosynthetic capacity of the lichen is strongly correlated with its individual fitness, the adaptation must be in the sense of the greatest yield of photoassimilation under the conditions imposed by the habitat : some lichens, under extreme environmental conditions (desert, Antarctic...) may have no better adaptative response than to become dormant and recover their activity only for short periods of favourable conditions (LANGE 1969) but this is not the case of the *Evernia* population of El Pardo : disavantageous conditions seem to be partly overcome by compensating a low efficiency of its photosynthetic system with an increase in photosynthetic pigments level. No doubt this adaptative response may be excellent from an ecological point of view at the sight of the community development. Actually, this kind of response has been found previously both in lichens *E. prunastri* and *Peltigera degenii* and in higher plants *Pinus halepensis*, *Cedrus atlantica*, *Piracantha* sp. and *Nerium oleander* in response to atmospheric contamination (ORUS, unpublished official reports to the Health Department).

An additional explanation to the decay of photosynthetic O_2 evolution during the winter time (besides the climatic parameters) may lie in the accumulative effect of the high levels of SO_2 (MALHOTRA 1976) from the neighboring city of Madrid, arising from the winter use of fuel heating.

The plasticity of many lichens is reflected in their ability to adjust their water optimum for net photosynthesis of the thallus to the higher or lower usual water content in their particular habitat (KERSHAW 1972, LECHOWICZ 1982). In other cases this optimum is adjusted through the year according to the higher or lower environmental moisture (LECHOWICZ & ADAMS 1973). Whether or not this occurs in *E. prunastri* cannot be conveniently discussed because the global net photosynthesis of the thallus has not been evaluated. As long as the phycobiont is concerned, this kind of adjustment can operate through the increase/decrease of photosynthetic pigments, but the contribution of the mycobiont will have to be also considered. The specific photosynthetic O_2 evolution of the phycobiont, expressed as O_2 evolved .mg chlorophyll^{-1} .mn^{-1}, does not seem to be itself a plastic parameter : on the contrary, samples collec-

ted during the dry season and maintained under controlled conditions showed a high moisture optimum. The initial «shock» when such thalli were placed under more advantageous conditions, is surprising; this fact might have arisen from an artificial and sudden change of environment, out of Nature rules, and might be not extrapolable to response under field conditions.

It is interesting to note that *Evernia* used in this work presents a slow rate of water uptake from the air. Even full saturation in liquid water takes hours rather than minutes, as is the usual condition (HARRIS 1976). According to HARRIS, all thalli are in equilibrium with the surrounding air, but he suggests that the air must be close to saturation for a significant uptake to occur. In agreement with this, significative increases on RWC have not been found in 30 and 50 % relative humidity, but they have been detected in 70 and 90 %, although in these cases it takes longer than one week to reach the equilibrium in humid air. Uptake from the air was also found to be significative in air of 60 % relative humidity, but this experiment was not run at the same time as the others nor was it carried out with samples of the same collection and, for this reason, absolute values of RWC have not been compared. In this case, the thalli were in equilibrium with the surrounding air after four days, but not before.

The long period of time needed by *Evernia* to reach the hydric status in equilibrium with the surrounding air, specially in high humidity environments, where the hydration is important enough to cause the enhancement of photosynthesis, explains why the increase in activity presents a delayed response to the rise in humidity. This effect is not detectable when sampling once a month, because the detailed changes in photosynthetic O_2 evolution cannot be noticed. Once *E. prunastri* has reached a RWC of about 10, the photosynthetic O_2 evolution of the phycobiont is not influenced by any further increase up to 63. However, and according to its mesic environment, continuous exposure to close to saturation atmosphere results in still higher RWCs and finally in the decay of the lichen, as noticed by the lack of photosynthetic O_2 evolution and by the invasion of the thalli by a rich flora of parasitic algae and bacteriae. The negative effect of RWC greater than optimum has been reported by LECHOWICZ & ADAMS (1973) and by HARRIS (1976), who show that continuous saturation leads to rapid death of the thalli of most species. The parasites attack agrees with the extremely low concentration of lichenic substances, which are said to have a defensive role, based in the toxicity of cyclic chemicals with hydroxyl groups and in the antibiotic activity of some of them (VICENTE 1975). A clear inverse correlation between phenolic compounds concentration and phycobiont photosynthetic activity — as reported by VICENTE & VALLE (1979) — has not been found; yet, this can be due to the different species or the laboratory conditions of this experiment.

Any conclusion on the effect of changing relative humidity conditions on the dark respiratory activity of the phycobiont would need further and more accurate assays but it may well be that the relation between dark respiration and relative humidity depends exclusively on the mycobiont (TEGLER &

KERSHAW 1980, HARRIS 1976, LECHOWICZ & ADAMS 1974).

REFERENCES

ASCASO C., 1980 – A rapid method for the quantitative isolation of green algae from lichens. *Ann. Bot. (London)* 45 : 483.

BARRS H.D., 1968 – Determination of water deficits in plant tissues. In : T.T. KOZLOWSKI, Water Deficits and Plant Growth, vol. I. New York & London. Pp. 235-268.

BERNER L., 1976 – Insolation, vie latente et humidité dans l'existence lichéno-bryologique. *Rev. Bryol. Lichénol.* 42 : 857-865.

DREW E.A., 1966 – Some aspects of the carbohydrate metabolism in lichens. D. Phil. Thesis, Univ. of Oxford.

ESTEVEZ M.P., ORUS M.I. & VICENTE C., 1980 – Estudios morfologicos sobre *Evernia prunastri* de vida saprofitica. *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.* 1 : 33-41.

HALE M.E., 1974 – The Biology of Lichens. Ed. 2. London : E. Arnold.

HARRIS G.P., 1971 – The ecology of corticolous lichens. II. The relationship between physiology and the environment. *J. Ecol.* 59 : 441-452.

HARRIS G.P., 1976 – Water and Vegetation Patterns. In : O.L. LANGE, L. KAPPEN & E.D. SCHULZE, Water and Plant Life. Berlin-Heidelberg-New York : Springer.

KAPPEN L. & SMITH C.W., 1980 – Heat tolerance of two *Cladonia* species and *Campylopus praemorsus* in a hot steam vent area of Hawaii. *Oecologia* 47 : 184-189.

KÄRENLAMPI L., 1971 – Studies on the relative growth rate of some fruticolous lichens. *Rep. Kevo. Subarctic Res. Stat.* 7 : 33-39.

KERSHAW K.A. & ROUSE W.R., 1971 – Studies on lichen-dominated systems. I. The water relation of *Cladonia alpestris* in spruce-lichen woodland in northern Ontario. *Canad. J. Bot.* 49 : 1389-1399.

KERSHAW K.A., 1972 – The relationship between moisture content and net assimilation rate of lichen thalli and its ecological significance. *Canad. J. Bot.* 50 : 543-555.

LANGE O.L., 1969 – Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. I. CO_2 Gaswechsel von *Ramalina maciformis* (Del.) Bory unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium. *Flora* 158 : 324-359.

LECHOWICZ M.J. & ADAMS M.S., 1973 – Net photosynthesis of *Cladonia mitis* (Sand.) from sun and shade sites on the Wisconsin Pine Barrens. *Ecology* 45 : 413-419.

LECHOWICZ M.J. & ADAMS M.S., 1974 – Ecology of *Cladonia* lichens. II. Comparative physiological ecology of *C. mitis*, *C. rangiferina* and *C. uncialis*. *Canad. J. Bot.* 52 : 411-422.

LECHOWICZ M.J., 1982 – Ecological trends in lichen photosynthesis. *Oecologia* 53 : 330-336.

MALHOTRA S.A., 1976 – Effects of sulphur dioxide on biochemical activity and ultrastructural organization of pine needle chloroplasts. *New Phytol.* 76 : 239-245.

MILLBANK J.W. & KERSHAW K.A., 1969 – Nitrogen fixation in *Peltigera* cephalodia. *New Phytol.* 68 : 721-729.

ORUS M.I., ESTEVEZ M.P. & VICENTE C., 1981 – Manganese depletion in chloroplasts of *Quercus rotundifolia* during chemical simulation of lichen epiphytic states. *Physiol.*

Pl. (Copenhagen) 52 : 263-266.

RODRIGUEZ LOPEZ M., 1964 – Influence of the inoculum and the medium on the growth of *Chlorella pyrenoidosa*. *Nature (London)* 203 : 666-667.

SHOWMAN R.E., 1979 – Cold injury to lichens in southern Ohio. *Bryologist* 82 : 620-621.

SMITH D.C., 1961 – The physiology of *Peltigera polydactyla*. *Lichenologist* 1 : 209-226.

STRAIN H.H., COPE B.T. & SVEC V.A., 1971 – Analytical procedures for the isolation, estimation and investigation of the chlorophylls. In : A. SAN PIETRO, Methods in Enzymology, vol. 23. New York : Academic Press. Pp. 452-476.

TEGLER B. & KERSHAW K.A., 1980 – Studies on lichen-dominated ecosystems. XXIII. The control of seasonal rates of net photosynthesis by moisture, light and temperature in *Cladonia rangiferina*. *Canad. J. Bot.* 58 : 1851-1858.

VICENTE C., 1975 – Fisiologia de las Sustancias Liquénicas. Madrid : Alhambra.

VICENTE C. & VALLE T., 1979 – Variaciones estacionales de algunos parámetros fotosintéticos en *Ramalina calicaris*. *Rev. Bryol. Lichénol.* 45 : 97-102.

RICCIA (SUBG. *VIRIDISQUAMATA*) *CAROLINIANA* NA-THALANG, ESPÈCE ENDÉMIQUE RÉLICTUELLE D'AUSTRALIE

S. JOVET-AST*

RÉSUMÉ. — *Riccia caroliniana* Na-Thalang (1980), classé dans la section *Viridisquamata* Na-Thalang du sous-genre *Riccia* semble un endémique rélictuel du Northern Territory d'Australie. Il présente des caractères morphologiques apparemment archaïques : inversion du tissu chlorophyllien et du tissu hyalin du thalle par rapport aux autres *Riccia*, présence d'une rangée de lamelles appartenant à la face ventrale des lobes et qui ne correspondent pas à des écailles. n = 8. La section *Viridisquamata* devient sous-genre *Viridisquamata* (Na-Thalang) S. J.-A.

SUMMARY. — *Riccia caroliniana* Na-Thalang, the only species of the section *Viridisquamata* Na-Thalang, is considered a relictual endemic of the Northern Territory of Australia on account of his archaic morphology : inversion of the chlorophyllous and hyaline tissues in respect to the other species of *Riccia*. Presence of a row of chlorophyllous lamellae belonging to the ventral side of the lobes and which are not scales. n = 8. The sect. *Viridisquamata* Na-Thalang is elevated to the rank of subgenus : subg. *Viridisquamata* (Na-Thalang) S. J.-A.

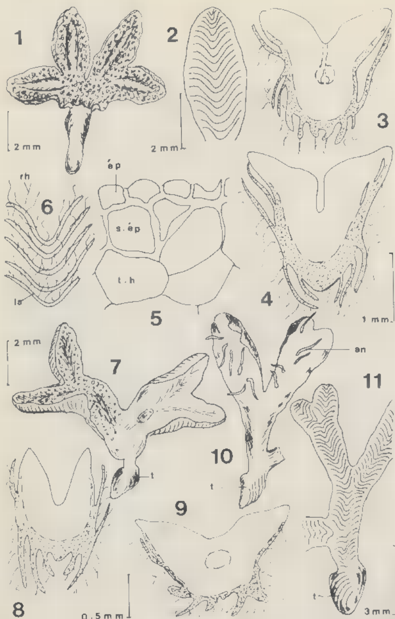
En 1980, NA-THALANG a décrit, pour le genre *Riccia*, une section nouvelle du sous-genre *Riccia*. Cette section *Viridisquamata*, représentée par une seule espèce *R. caroliniana* Na-Thalang, possède, d'après son auteur, les caractères suivants : couche chlorophyllienne sur la face ventrale du thalle et sur les écailles; partie dorsale du lobe formée de tissu compact et hyalin; écailles étroitement oblongues, vertes, imbriquées et persistantes, épaisses de 1 ou 2 cellules, à extrémité devenant pourpre; n = 10.

Il est nécessaire de reprendre cette description qui, semble-t-il, ne correspond pas exactement à la réalité.

---

* Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris.

Cryptogamie, Bryol. Lichénol. 1984, 5, 4 : 389-402.



Pl. 1. – *Riccia caroliniana* Na-Thalang. Spécimens Na-Thalang. 1-6, n° 296; 7-9, n° 270; 10, 11, n° 282. – 1 : thalle, face dorsale. 2 : lobe, face ventrale. 3 : section d'un thalle femelle. 4: section près du sommet d'un thalle. 5 : tissu de la face dorsale du thalle (ép : épiderme; s. ép : sous-épiderme; t. h : tissu hyalin). 6 : lamelles (la) et rhizoïdes (rh). 7 : thalle femelle portant un tubercule (t). 8 : section d'un lobe à son sommet. 9 : section d'un lobe dans sa partie moyenne. 10 : thalle mâle, face dorsale, avec les cols d'anthéridies (an) et un tubercule (t). 11 : un lobe, face ventrale.

I. – LE THALLE DE *R. CAROLINIANA* (Fig. 1. - Pl. I, II, III, VI).

Grâce à un prêt de l'Université de Sydney, j'ai pu examiner 10 spécimens australiens récoltés et nommés par Na-Thalang, tous originaires du Northern Territory : Coomalie Creek, N° 258; 8 miles from Darwin, Home Jungle, n° 260; Mt Bundey, n° 270; E. Darwin, Casuarina Beach, n° 275; Darwin River Road, n° 276; 1 mile south of Adelaide River, n° 282; 5 miles S. Pine Creek, n° 296; 150 miles S. Darwin, n° 298; Maluka Cemetery, n° 310; 100 yards from Mataranka, n° 313. Tous vivaient sur substrat acide.

On peut décrire ainsi le thalle de *R. caroliniana*.

Dans cette espèce dioïque, exceptionnellement monoïque, thalles mâles un peu plus petits ou, du moins, plus étroits que les thalles femelles (légère hétéro-

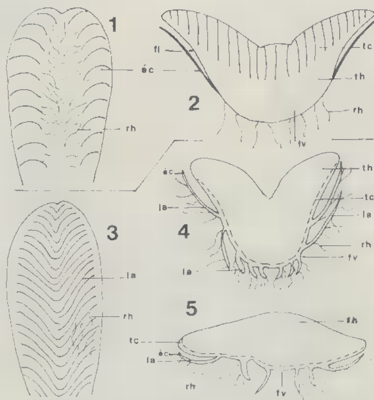
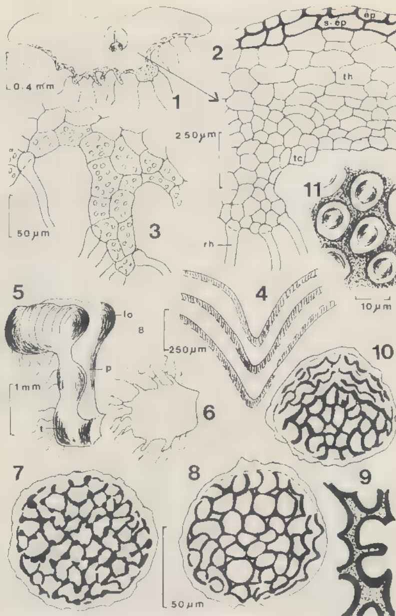


Fig. 1. – Représentation schématique de la morphologie de la face ventrale d'un lobe (1, 3) et de la structure d'un lobe (2, 4, 5) dans le sous-genre *Riccia* (1, 2) et dans le sous-genre *Viridisquamata* (3, 4 vers le sommet d'un lobe, 5 vers la base d'un lobe). – ec : écaille unistrate; la : lamelle bistrate; tc : tissu chlorophyllien; th : tissu hyalin; fv : face ventrale; fl : face latérale; rh : rhizoïde.



Pl. 11. — *Riccia caroliniana* Na-Thalang. Spécimens Na-Thalang. 1-4, nº 258; 5-6, nº 275; 7, nº 260; 8-11, nº 296. — 1 : section dans la partie moyenne d'un lobe femelle. ▪ : tissu du lobe; ép : épiderme; s. ép : sous-épiderme; th : tissu hyalin; tc : tissu chlorophyllien; rh : rhizoïde. 3 : lamelle et rhizoïdes. 4 : trois lamelles. 5 : un lobe (lo), le pied du tubercule (p), le tubercule (t). 6 : section transversale de ce tubercule. 7, 8 : spores, face distale. 9 : ornementation de la face distale. 10 : spore, face proximale. 11 : alvéole de la face proximale.

thallie). Ramifications primaires et secondaires très profondes, celles de troisième ordre courtes. Lobes, sur le sec, à face dorsale gris-verdâtre ou beige pâle à blanchâtre, lisses; pouvant apparaître cristallins lorsqu'on les mouille car les grandes cellules situées sous l'épiderme conservent une grosse bulle d'air; larges de 1.2-2-(3) mm, longs de 5-10-(20) mm. Face ventrale pâle, fortement bombée sur toute la longueur du lobe: portant, du sommet à la base du lobe, une seule rangée de lamelles, vertes même sur le sec, en forme de V à base étroite et s'évasant jusqu'aux marges du lobe, peu distantes les unes des autres mais jamais imbriquées, nombreuses (environ 18 ou 20 sur une longueur de 3 mm), fixées au thalle par leur base, hautes de quelques cellules, ayant 2 assises d'épaisseur, portant de nombreux rhizoïdes qui couvrent le ventre du lobe d'un feutre dense. Parfois, une lamelle interrompue en son milieu forme deux demi-lamelles alternes. Marge des lamelles formée de tissu hyalin ou teintée de rose ou de violet, comprenant 2-4 rangées de cellules allongées (longues de 50-90 µm), différentes des cellules chlorophylliennes hexagonales (longues de 36-40 µm) du reste de la lamelle; ne portant pas de rhizoïdes et assimilable à une écaille.

Section du lobe. – Vers le sommet du lobe, section subtriangulaire, plus haute ou aussi haute que large, entourée, à droite et à gauche, par une ou deux bandes étroites (section des lamelles) dressées. Plus bas sur le lobe, section plus étalée, à bord dorsal plan ou même convexe, un peu récurvée aux deux extrémités. La section comprend :

– un épiderme supérieur à paroi externe mince et se détruisant très tôt, à parois latérales et basale épaisses

– un sous-épiderme à cellules à parois épaisses

– un tissu à grandes cellules à parois minces, s'étendant, au sommet du lobe, sur la moitié environ de la hauteur de la section; au-dessous du sommet du lobe, occupant presque toute la hauteur de la section; non chlorophyllien

– un tissu chlorophyllien à petites cellules localisé, au sommet du lobe, à la moitié inférieure de la section; au-dessous du sommet, réduit à une seule assise de cellules entourant toute la partie bombée de la section

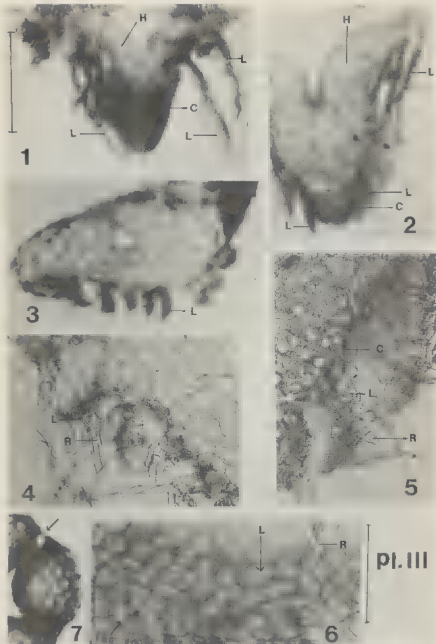
– autour de cette bordure chlorophyllienne, des excroissances formées de petites cellules très chlorophylliennes, larges de 2 cellules, hautes de 5-6 cellules, correspondant à la section des lamelles et portant de nombreux rhizoïdes sur leur face externe

– à l'extrémité de ces lamelles, une seule assise de 2-3 cellules superposées, hyalines ou violettes, correspondant à la section des écailles bordant les lamelles

– sur les thalles mâles, anthéridies à col excurrent, long de 0.8 mm, aussi pâle que le thalle sur le sec

– sur les thalles femelles, archégones au contact du tissu chlorophyllien, au sommet du lobe; au-dessous du sommet du lobe, archégones inclus dans le tissus incolore.

Tubercules de régénération. – On sait que, sur la face ventrale, certains *Riccia* portent des tubercules de régénération soit au sommet du lobe comme



Pl. III. — *Riccia caroliniana* Na-Thalang, n° 296. — 1 : section transversale au sommet d'un lobe. 2 : section transversale dans la partie moyenne d'un lobe. 3 : section transversale à la base d'un lobe. 4, 5 : section d'une partie d'une face ventrale avec lamelles et rhizoïdes. 6 : portion d'une lamelle vue en plan. 7 : «pont» reliant deux spores. — L : lamelle; R : rhizoïdes; C : tissu chlorophyllien; H : tissu hyalin; éc : écaille. Échelle : 1, 2, 3 = 1 mm; 4, 5 = 200 µm; 6 = 300 µm.

chez *R. gougetiana* ou chez *R. Billardieri*, soit à l'extrémité d'un pédoncule enfoncé dans le sol comme chez *R. perennis*. Chez *R. caroliniana*, ils n'ont pas été décrits par Na-Thalang. Ils existent cependant à la base des lobes. Sur le spécimen n° 275, ils sont bien développés : la base du lobe s'enfonce dans le sol, devient presque cylindrique, forme un pied épais qui se prolonge en un tubercule à section presque rectangulaire; ce tubercule montre une face très étroite correspondant à la face dorsale du lobe, une face très proéminente correspondant à la face ventrale du lobe; sur le pourtour de cette face «ventrale», des prolongements porteurs de rhizoïdes correspondant aux sections des lamelles, ayant 3-12 assises de cellules en hauteur. Les n°s 270 et 282 portent, dès la base du lobe, un tubercule petit, conique, à lamelles nombreuses. La base du lobe du n° 258 se termine par une simple lame triangulaire, plus mince que le thalle, à extrémité aiguë, portant des lamelles.

II. – LES SPORES DE *R. CAROLINIANA* (Pl. II; III, 7; IV; V)

Elles ont été bien décrites par NA-THALANG. Rappelons leurs caractères :

– couleur brun clair ou brun rouge clair

– diamètre : 72-100-(108) µm et même 150 µm d'après Na-Thalang

– aile étroite et lisse, de 2-3 µm de largeur

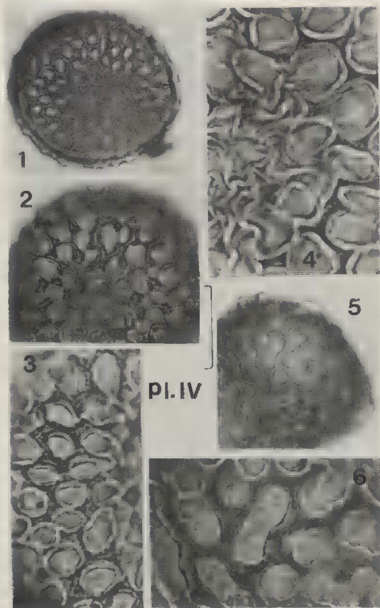
– face distale à 8-13 alvéoles; murets épais et bas limitant des alvéoles souvent arrondies; tubercules forts ou, souvent, assez bas et émoussés. Dans les spores du n° 298, fond des alvéoles convexes apparaissant au MEB comme de gros tubercules emplissant l'alvéole (artéfact ?)

– face proximale à peu près semblable à la face distale, à marque triradiée peu proéminente.

III. – NOMBRE CHROMOSOMIQUE. CARYOTYPE

NA-THALANG a écrit : «n = 10 with seven long and three small chromosomes».

Anne Sée, en mission du Muséum National d'Histoire Naturelle, accompagnée de Michel Breuil, a récolté des thalles de *R. caroliniana* dans le Northern Territory en juillet 1984. Ces thalles, arrivés au Muséum presque desséchés, immédiatement humidifiés, ont repris vie en quelques heures et, après 3 ou 4 jours, ont commencé à s'allonger. Le comptage des chromosomes a pu être effectué dans la région apicale des lobes mais, le tissu hyalin étant fortement développé, le nombre de noyaux en division y est très faible. Dans les nombreuses préparations j'ai observé n = 8. Le caryotype ressemble à celui des autres *Riccia*, cependant, je n'ai pas trouvé de chromosomes ponctiformes mais, à leur place, de petits chromosomes arqués. Des bourgeons de régénération apparus sur des lobes sectionnés (caractère biologique constant chez les *Riccia*) ont également permis des comptages.



Pl. IV. — *Riccia caroliniana* Na-Thalang, n° 313 (1, 2, 3) et n° 296 (4, 5, 6). — 1, 2, 3 : spore, face distale, entière ou partielle. 4 : face distale, alvéoles et murets. 5, 6 : face proximale, entière ou partielle. Échelle : 1, 5 = 50 μm; 2 = 35 μm; 3, 4, 6 = 20 μm. Microscopie photonique.

IV. – VALEUR TAXONOMIQUE DE LA «SECTION» *VIRIDISQUAMATA*. HYPOTHESE ÉVOLUTIVE

Quelques schémas (fig. 1) montrent les différences de structure entre le modèle du sous-genre *Riccia* dont quelques auteurs ont discuté l'ancienneté (SCHUSTER 1979) et celui de *R. caroliniana*. Ces différences résident surtout : a) dans l'inversion des tissus incolore et chlorophyllien, b) dans l'existence ou l'absence, sur la face ventrale des lobes, d'une rangée de lamelles appartenant à la face ventrale et bordées de cellules hyalines correspondant à des écailles, c) dans la présence, chez *R. caroliniana*, de rhizoïdes jusque vers la marge des lobes, donc dans l'extension de la face ventrale et la réduction presque totale des faces latérales (chez les autres *Riccia*, les faces latérales portent des écailles unistrates dépourvues de rhizoïdes).

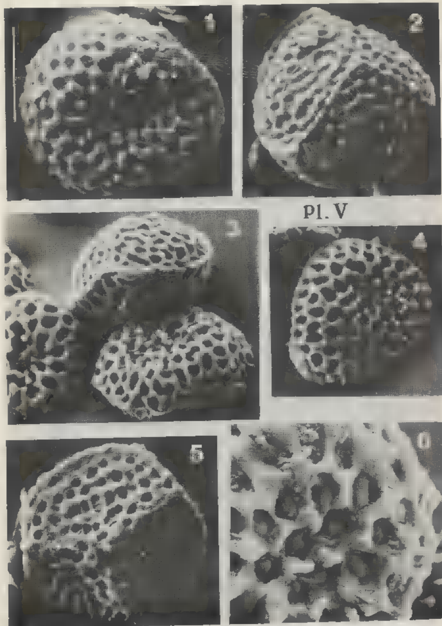
Les lamelles de *R. caroliniana* n'existent dans aucune autre espèce du genre *Riccia*. Leur disposition rappelle celle des amphigastres des Jungermanniales dont elles sont, peut-être, les homologues. On peut penser qu'elles sont seulement formées par une série d'involutions, d'ondulations, du tissu ventral puisqu'elles portent, sur leur face externe, des rhizoïdes comme la face ventrale de tous les *Riccia*. Cependant, il existe un rythme d'apparition qui fait penser à celui qui produit les lamelles de la face dorsale des *Petalophyllum*. Pour comprendre leur origine et leur valeur évolutive, il faudrait suivre leur développement sur du matériel vivant.

G.A.M. SCOTT (1982) signale un point commun entre le tissu de *R. caroliniana* et celui des *Exormotheca*. Il est vrai que, dans les deux cas, le tissu chlorophyllien est situé au-dessous du tissu hyalin. Ce tissu formerait, pense SCOTT, une couche protectrice du tissu chlorophyllien contre la sécheresse. Peut-on supposer que la réduction du tissu chlorophyllien et la diminution de l'intensité lumineuse reçue favorisent la vie des thalles ? En tout cas, les espèces vivant sous des climats arides et chauds ont un tissu chlorophyllien abondant et reçoivent directement les rayons solaires. Je ne suis donc pas certaine que la structure des thalles de *R. caroliniana* soit de nature éco-physiologique et ait une origine adaptative. Elle présente plutôt une étape très ancienne dans l'évolution du genre *Riccia*. Elle confère d'ailleurs au thalle une consistance un peu spongieuse qui ne semble pas particulièrement favorable à la vie sous le climat du nord de l'Australie.

Par contre, la présence de tubercules de régénération favorise, incontestablement, la survie de l'espèce pendant la période de grande sécheresse.

On peut supposer que *R. caroliniana*, d'origine très ancienne, a conservé ses caractères archaïques. Il pourrait, ou bien représenter un stade ancestral ayant abouti aux *Riccia* actuels à la suite de modifications du seul gamétophyte, ou bien être le dernier survivant d'un rameau ancien disparu de nos jours.

Une classification devant, autant que possible, refléter l'évolution, l'interprétation de la structure du thalle et l'observation des caractères sporaux, normaux et anormaux, de *R. caroliniana* peuvent aider à établir une subdivision du genre *Riccia*. En effet :



Pl. V. — *Riccia caroliniana* Na-Thalang. — Spores. 1, n° 258 : face distale. 2, n° 258 : face proximale. 3, n° 260 : deux faces distales et un profil. 4, n° 260 : face distale. 5, n° 313 : face proximale. 5, n° 298 : face distale, fond des alvéoles bombé. — Echelle : 1, 2, 5 = 45 µm; 3, 4 = 50 µm; 6 = 20 µm. MEB.

— Chez *R. caroliniana* non seulement la structure du thalle est très particulière mais un assez grand nombre de spores, parfaitement mûres, sortent de la capsule groupées par quatre, liées entre elles par un «pont» (Pl. III, 7) qui unit un pore d'une spore à un pore de la spore voisine. La rupture du pont et, par suite, la séparation des spores, ne se pro'uisent qu'après un choc léger.

D'autre part, j'ai constaté que les spores de certaines tétrades ne se séparent pas mais forment un bloc où l'on distingue confusément 2 à 4 spores : il s'agit probablement d'un cas tératologique mais qui peut avoir une valeur indicatrice pour la recherche phylogénique.

— Dans le sous-genre *Thallocarpus*, les spores de la tétrade restent soudées et la germination ne peut s'effectuer que par la face distale des spores, la seule libre. Or, dans tous les autres *Riccia*, les spores sont libres et, bien qu'il existe une marque triradiée et des pores, la germination se produit aussi par la face distale : persistance d'un caractère ancestral obligatoire chez *Thallocarpus*, probablement.

Ces remarques suggèrent :

1) sinon l'origine du *R. caroliniana* chez *Thallocarpus*, du moins une parenté avec ce sous-genre

2) la nécessité de sép..er du sous-genre *Riccia*, d'une part *Thallocarpus*, très primitif, d'autre part *Viridisquamata*, peut-être lié à *Thallocarpus* dans le passé mais très distinct de lui actuellement.

Thallocarpus a déjà été considéré comme sous-genre (JOVET-AST 1976; SUIRE & ASAKAWA 1979). *Viridisquamata* mérite aussi le rang de sous-genre.

V. — DISTRIBUTION DE *R. CAROLINIANA*. ENDÉMISME RÉLICTUEL

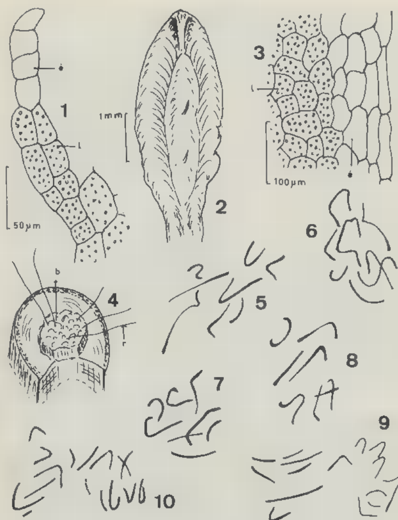
L'aire du *R. caroliniana* se limite à une portion restreinte du Northern Territory d'Australie.

Aux localités citées par NA-THALANG, on doit ajouter : à 16 km de Mataranka, sur le Stuart Highway (leg. Anne Sée, 11.7.1984) — Elsey cemetery, au S de Mataranka (leg. Anne Sée, 12.7.1984). Dans ces deux localités, *R. caroliniana* vivait sur un sol gris, contenant des particules très fines et quelques très petits graviers, ne donnant aucune effervescence à l'acide et de pH = 5.5 à 5.7 (pH mesuré sur sol sec de récolte).

L'histoire de l'Australie a été tracée par différents auteurs, géologues et biologistes. Récemment, SCHUSTER (1982) et, avec plus de détails, MELVILLE (1975, 1983) ont eu recours aux modifications successives du continent de Gondwana pour expliquer la présence, en Australie, d'endémiques et de plantes relictes, Bryophytes et Angiospermes.

On peut résumer ainsi l'histoire du continent australien depuis le temps où il appartenait encore au continent de Gondwana :

— au Trias, l'Australie se sépare de l'Afrique et de l'Inde; l'Australie et l'Antarctique, encore liés, dérivent ensemble



Pl. VI. — *Riccia caroliniana* Na-Thalang. Observations sur matériel vivant. 1 : section d'une lamelle (l) et de l'écaille (é) qui la borde. 2 : thalle obtenu en culture à partir d'un fragment vivant. 3 : lamelle (l) et écaille (é) qui la borde, en plan. 4 : bourgeon de régénération formé sur la section d'un lobe. 5-8 : chromosomes en fin de prophase ou en métaphase ($n = 8$). 9, 10 : chromosomes en fin de métaphase ($2n = 16$).

— au Jurassique (— 140 millions d'années) et au Crétacé (— 100 millions d'années), la dérive entraîne l'Australie et l'Antarctique vers l'est

— à l'Eocène, l'Australie et l'Antarctique se séparent (— 50 millions d'an-

nées) puis l'Australie dérive vers le nord

— à l'Oligocène, l'Australie entre en contact avec la Nouvelle-Guinée.

Le continent australien est donc resté isolé des terres tropicales du nord depuis le Trias jusqu'à l'Oligocène.

On peut imaginer que *R. caroliniana*, d'origine gondwanienne, a subsisté en Australie après l'isolement et la dérive du continent.

Au cours des temps, le climat de l'Australie a changé. Au début du Tertiaire, le sud du continent est chaud, peut-être tropical. A l'Oligocène, le courant circum-antarctique passe entre l'Antarctique et l'Australie, refroidit les régions méridionales (HARRIS 1983). La végétation se retire alors vers le nord et s'y maintient sur place car, d'après les spécialistes, le climat du nord s'est peu modifié et serait seulement devenu plus chaud et plus sec. Or, les *Riccia*, reviviscents, supportent bien ces conditions extrêmes. De plus, *R. caroliniana*, grâce à ses tubercules de régénération enfouis dans le sol, peut survivre à la saison sèche.

R. caroliniana pourrait donc être installé depuis fort longtemps dans cette région à climat tropical jouissant de pluies d'été. Son extension actuelle serait arrêtée par la présence, au sud de son aire, d'une région désertique et par le fait que sa diécie restreint ses possibilités de reproduction.

MELVILLE (1975) a montré la richesse de l'Australie en genres relictes d'Angiospermes. Pour la partie nord du Northern Territory, il cite 19 genres relictuels et, pour la partie méridionale de ce territoire, 3 genres.

R. caroliniana s'ajoute donc à la liste des végétaux dont l'aire se restreint à cette petite région septentrionale de l'immense continent australien.

CONCLUSION

Cette étude morphologique et biologique associée à des remarques biogéographiques conduit aux conclusions suivantes :

1) La place de *R. caroliniana* est bien dans le genre *Riccia* en raison de la morphologie des thalles, des caractères sporophytiques, du comportement par rapport aux conditions écologiques (reviviscence, formation de bourgeons de régénération, tubercules souterrains). Cependant, la structure du gamétophyte l'isole dans le genre ; on peut la schématiser ainsi :

— tissu chlorophyllien entourant le tissu hyalin + partie des lamelles, chlorophyllienne et portant des rhizoïdes = face ventrale du lobe,

— bordure des lamelles hyaline ou violette et ne portant pas de rhizoïdes = écailles.

2) Si le caryotype de *R. caroliniana* était conforme à la description donnée par Na-Thalang, on devrait, pour cette espèce, créer un genre nouveau allié au genre *Riccia*, mais ce caryotype ressemble à celui de tous les autres *Riccia*.

3) *R. caroliniana* est endémique du Northern Territory soit par extinction partielle réduisant son aire d'origine, soit par impossibilité biologique d'extension. Il ne semble pas qu'on puisse le considérer comme une espèce de création

récente susceptible d'étendre son aire et de donner un rameau évolutif nouveau. Il apparaît plutôt comme une relicte gondwanienne ou post-gondwanienne.

4) Le nom «*Viridisquamata*» ne correspond plus à un caractère de l'espèce : cependant, conformément à l'article 62 du Code de Nomenclature, puisqu'il a été légitimement publié, il sera conservé. La section *Viridisquamata* Na-Thalang, placée dans le sous-genre *Riccia*, est élevée au rang de sous-genre et devient : *Riccia* subg. *Viridisquamata* (Na-Thalang) S. J.-A.

Si NA-THALANG n'a pas, semble-t-il, interprété convenablement la structure du thalle de *R. caroliniana*, elle a, du moins, le grand mérite d'avoir récolté cette espèce et fait remarquer son originalité.

BIBLIOGRAPHIE

JOVET-AST S., 1976 – Précisions sur les caractères de deux *Riccia* du sous-genre *Thallocarpus*. *Rev. Bryol. Lichénol.* «1975» 1976, 41 (4) : 449-456.

HARRIS W.K., 1983 – The history of the Australian flora. *In* : B.D. MORLEY & H.R. TOELKEN, Flowering plants in Australia : 8-10.

MELVILLE R., 1975 – The distribution of Australian relict plants and its bearing on angiosperm evolution. *Bot. J. Linn. Soc.* 71 : 67-88.

MELVILLE R., 1983 – Glossopteridae; Angiospermidae and the evidence for angiosperm origin. *Bot. J. Linn. Soc.* 86 : 279-323.

NA-THALANG O., 1980 – A revision of the genus *Riccia* (Hepaticae) in Australia. *Brunonia* 3 (1) : 61-140.

SCOTT G.A.M., 1982 – Desert Bryophytes. *In* : A.J.E. SMITH ed., Bryophyte Ecology : 105-122.

SCHUSTER R.M., 1979 – The phylogeny of the Hepaticae. *In* : G.C.S. CLARKE & J.G. DUCKETT ed., Bryophyte Systematics, Syst. Assoc. Vol. 14 : 41-82.

SCHUSTER R.M., 1982 – Generic and familial endemism in the hepatic flora of Gondwanaland : origins and causes. *J. Hattori Bot. Lab.* 52 : 3-35.

SUIRE C. & ASAKAWA Y., 1979 – Chemotaxonomy of Bryophytes : a survey. *In* : G.C.S. CLARKE & J.G. DUCKETT ed., Bryophyte Systematics, Syst. Assoc. Vol. 14 : 447-477.

INFORMATIONS

OUVRAGES RECUS RECEMMENT :

DE ZUTTERE Ph. et SCHUMACKER R. - Bryophytes nouvelles, méconnues, rares, menacées ou disparues de Belgique. Ministère de la Région Wallonne, Service de la Conservation de la Nature. Travaux 1984, 13, 160p. + 40 cartes, 9 fig.

JELENC F. - Les bryophytes du département de la Creuse. S.l., août 1984. 136p. (hors commerce, offert par l'auteur : 97 rue A. Fradin, F-86100 Châtellerault).

SPRUCE R. - Hepaticae of the Amazon and the Andes of Peru and Ecuador. *Contributions of the New York Botanical Garden* 1984, 15: I-XII, 1-588, 22 pl., (1)-(14). Réimpression de l'édition de 1885,avec une Introduction et un Index spécifique, taxonomiquement mis-à-jour , de B.M. THIERS.

VÁÑA J. - Proceedings of the third meeting of Bryologists from Central and East Europe. Praha, 14 th - 18 th June 1982. Praha : Univerzita Karlowa. 1984. 352p. ill. (25 contributions).

TRAVAUX BRYOLOGIQUES en hommage à SUZANNE JOVET-AST, Professeur Honoraire au Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, à l'occasion de ses 70 ans. Paris : Cryptogamie, Bryol. Lichénol., 1984. 238 p., ill. (160 F, s'adresser à Cryptogamie, Bryologie, Lichénologie, 12 rue Buffon, 75005 Paris).

BIBLIOGRAPHIE BRYOLOGIQUE

D. LAMY*

SYSTEMATIQUE, NOMENCLATURE

84-216 BISCHLER H. - *Marchantia* L. The New World Species. *Bryophyt. Biblioth.* 1984, 26: 1-228, 46 fig. (Lab. Cryptogamie, 12 rue Buffon, F-75005 Paris).

Cette révision du genre *Marchantia* L. (descr., historique et habitat) porte sur les 9 esp. présentes en Amérique du Nord et du Sud. Elles sont réparties en 2 sous-genres : *Marchantia* (*M. polymorpha* L., *M. plicata* Nees et Mont., *M. bateroana* Lehm. et Lindenb.) et *Chlamidium* (Corda) Bischl. (*M. paleacea* Bertol., *M. foliacea* Mitt., *M. breviloba* Evans, *M. chenopoda* L., *M. inflexa* Nees et Mont., *M. papillata* Raddi). Clés (plantes avec anthéridiophores, plantes avec archégoniophores, plantes stériles). Pour chaque taxon : taxonomie, synonymie (avec indication du type et remarques, syn. nouv.), descr., ill., observations taxonom. et/ou morphol., variations, habitat et distribution. Seuls les synonymes du Nouveau Monde sont cités, sauf pour *Marchantia polymorpha* où les taxons présents dans le Nouveau Monde, mais ayant un type européen, sont énumérés. Liste des esp. exclues, soit appartenant à un autre genre, soit non présentes dans les Amériques. Liste des spécimens examinés. Bibliographie de 9 p., index de 3p.

84-217 CRUM H. - Bryophyta. In : Synopsis and Classification of living organisms. New York : McGraw Hill, 1982. P. 272.

84-218 GROLLE R. - *Trocholejeunea* fossil in Europa. *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 175-193, 2 fig., 1 carte, 1 tabl. (Friedrich-Schiller Univ., Sekt. Biol., 69 Jena, DDR).

Descr., ill. de *Trocholejeunea contorta* (Göppert et Berendt) Gradst. et Grolle comb. nov. (= *Jungermannites contortus*), *J. contortus*, *Phragmicoma magnistipula* Casp., *P. suborbiculata* Casp., *P. s.* var. *sinuata* Casp., possédant un lobule très caractéristique avec (3)4 petites dents sont conspécifiques. *Trocholejeunea* comprend deux autres esp. : *T. infuscata* (Mitt.) Verd. et *T. sandvicensis* (Gott.) Mizut. de l'Asie du SE. *T. pluriplicata* (Steph.) Verd. est syn. de *Spruceanthus pluriplicatus* (Steph.) Gradst. qui appartient à la section *Pluriplicati* (Schust.) Gradst. et Grolle comb. nov. (=*Brachiolejeunea* sect.).

84-219 HATTORI S. - A synopsis of New-Guinean *Frullania*, Hepaticae. *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51 : 203-271, 2 tabl., 5 fig. (Hattori Bot. Lab., 3888 Obi, Nichinan-shi, Miyazaki-ken 889-25 Japan).

Clé aux sous-genres et 77 esp. (+ les taxons infraspécifiques) de *Frullania* de Nouvelle-Guinée, de l'archipel de Bismark, des Iles Salomon et d'Entrecasteaux. Pour chaque taxon : notes taxonom., morphol., distr., spéc. examinés. Choix de nouv. lectotypes. Phytogéographie. Index. Taxons nouv. : *F. falsipapuana* stat. et nom. nov. (= *F. papuana* Verd. var. *latistipula* Hatt.), *F. macgregorii* var. *rostellula* (Hatt.) c.n. (=*F. reimersii* var.), *F. serrata* f. *vogelkopensis* f. nov. (W

*Lab. Cryptogamie, 12 rue Buffon, F-75005 Paris.

Irian), *F. s.* subsp. *spinistipula* (Hatt.) comb. et stat. nov. (=*F. spinist.*), *F. subdentata* var. *latistipula* (Hatt.) c.n. (=*F. curvistipula* var.), *F. vandenberghenii* Hatt. nom. nov. (=*F. epiphylla* Vanden Berghen 1976, non Hattori 1974), *F. pseudericoides* nom. nov. (=*F. sharpii* subsp. *subrostrata* Hatt. 1974), *F. remotidens* sp. nov. de Papua, aff. de *F. bergmanii* Hatt.

84-220 IWATSUKI Z. - A new combination of an asiatic species in *Taxiphyllum*. *Misc. Bryol. Lichenol.* 1982, 9(5): 115-116 (Hattori Bot. Lab., Obi, Nichinan-shi, Miyazaki-ken 889-25 Japan).

Taxiphyllum barbieri (Card. et Copp.) c.n. (=*Isopterygium*).

84-221 IWATSUKI Z. and SUZUKI T. - A taxonomic revision of the Japanese species of *Fissidens* (Musci). *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 329-508, 8 cartes, 54 pl., 13 tabl., 10 fig. (Ibidem).

Notes morphol. et subdivisions du genre, considérations phylogénétiques. Clé aux 43 esp. du Japon avec leurs var. Pour chaque taxon : taxonom. (syn. nouv.), descr., ill., exsiccata, notes écol., distr., spéc. examinés. Index. *F. bryoides* Hedw. comprend 4 variétés : var. *ramosissimus* (Thér.) c.n.(= *T. sinensi-bryoides* var.), var. *esquirolii* (Thér.) c.n. (=*F. esquirolii*), var. *lateralis* (Broth.) c.n.(=*F. lateralis*) et var. *schmidii* (C. Müll.) Chopra et Kumar. Diagn., descr. de *F. pseudohollianus* sp. nov. des îles Bonin; proposition de *F. crenulatus* var. *elmeri* (Broth.) c.n. (=*F. elmeri*).

84-222 KITAGAWA N. - A remarkable new species of *Hygrobiella* from Japan. *Misc. Bryol. Lichenol.* 1982, 9(4): 70-72, 2 fig. (Biol. Lab., Nara Univ. Educ., Takabatake-cho, Nara 630 Japan).

Diagn., descr., ill. de *H. nishimurae* esp. nouv. du Japon, aff. de *H. laxifolia*. Cette nouv. esp. est l'esp.-type de *H.* subgen. *Pterocephalozia* subgen. nov.

84-223 MILLER N.G. and MANUEL M.G. - *Trachyloma* (Bryophytina, Pterobryaceae): a taxonomic monograph. *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 273-321, 18 fig. (Harvard Univ. Herb., 22 Divinity Ave., Cambridge, MA 02138 USA).

Morphol., notes cytol., phytogéogr., historique du genre *Trachyloma* Brid., qui comprend 5 esp. : *T. indicum* Mitt. (Indomalaisie et régions adjacentes, Océanie), *T. diversinerve* Hampe (Australie, Nouv.-Zélande, Nouv.-Calédonie), *T. wattsii* Broth. (Ile Lord Howe), *T. planifolium* (Hedw.) Brid. (Australie, Nouv.-Zélande) et *T. concavifolium* sp. nov. (Papua New Guinea, diagn., ill.). Néotype pour *T. planifolium*, esp.-type du genre. *T. novae-caledoniae* Broth. et Paris est syn. de *T. diversinerve*. *T. indicum* comprend 3 variétés : var. *epilosum* var. nov., var. *novae-guineae* (C. Müll.) stat. nov. (=*T. novae-guineae*) et var. *teretirameum* var. nov. Descr., ill. (SEM), variations, taxonom., distr. des esp. et var. Index des ill. publiées des esp. de *Trachyloma*.

84-224 MIZUTANI M. - Notes on the Lejeuneaceae. 6. Japanese species of the genus *Cheilolejeunea*. *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 151-173, 9 fig. (Hattori Bot. Lab, Obi, Nichinan-shi, Miyazaki-ken 889-25 Japan).

Clé, taxonom., descr. ou notes, ill., distr. des 12 esp. de *Cheilolejeunea* présentes au Japon. Diagn., descr. de *C. boninensis* sp. nov. et de *C. ryukyuensis* sp. nov.

84-225 SEPPELT R.D. - A monographic revision of the genus *Ditrichum* (Musci: Ditrichaceae).I. Australian and New Zealand species. *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 99-150, 30 fig., 1 tabl. (Antarctic Div., Dept. Sci. Technol., Channel Highway, Kingston 7150, Tasmania, Australia).

Taxonom., descr., anatom. et morphol., ill. (péristome et spores au SEM) des 11 esp. de *Ditrichum* représentées en Australie, Nouv.-Zélande, les îles du Sud dont Macquarie Isl. Clé (incl. *Distichium capillaceum*). Lectotype pour *Ditrichum cylindricarpum* (C. Müll.) F. Müll. (syn.: *D. strictiusculum* (C. Müll.) Par.). Relation

entre *D. punctulatum* Mitt. et *D. hookeri* (C. Müll.) Hampe de Fuego.

84-226 YAMADA K. - Some new species of *Radula* (Hepaticae). *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 323-328, 3 fig. (941-47 Funaeyama, Seta-cho, Ose-shi, 516 Mie-ken, Japan).

Diagn., descr., ill. de *Radula australiana* sp. nov. d'Australie, de *R. multiflora* var. *reflexilobula* Grolle et Yamada var. nov. (Nouv.-Guinée, Iles Société, Micronésie), et de *R. novivrieseana* sp. nov. de Nouv.-Guinée.

VOIR AUSSI : *84-227, 84-229, 84-232, 84-241, 84-247, 84-258.*

MORPHOLOGIE, ANATOMIE

84-227 CAMPBELL E.O. - Notes on some Anthocerotae of New Zealand. *Tuatara* 1982, 26 (1): 20-26, 7 fig. (Massey Univ., Palmerston North, New Zealand).

Taxonom., morphol., distr. d'*Anthoceros laminiferus* Steph. et d'*A. muscoides* Col.

84-228 GRIFFIN III D. and VARESCHI V. - Notes on neotropical Leucobryaceae - *Leucobryum brevifolium* Bartr., *L. laevifolium* Broth., *L. martianum* (Hornsch.) Hampe. *Misc. Bryol. Lichenol.* 1982, 9(5): 100-103, 20 fig. (Dept. Bot. & Florida State Mus., Univ. Florida, Gainesville, Florida 32611 USA).

84-229 KIS G. and PÓCS T. - Light microscope studies on the oil bodies of Cuban liverworts, I. *Acta Acad. Sci. Hung.* "1981"1982, 27(3/4): 403-419, 37 fig. (Bot. Inst., Hungar. Acad. Sci., Vácrátót, H-2163).

Etude des oléocorps de 26 hépatiques de Cuba. Importance taxonomique. 1° observation pour 4 genres : *Anomoclada, Bonneria, Micropterygium, Symphyogyna.*

84-230 KITAGAWA N. - Gemmae of *Conocephalum supradecompositum* and winter buds of *C. conicum*. *Proc. Bryol. Soc. Japan* 1982, 3(4): 55-56, 1 fig., en japonais, rés. angl.

Les gemmules de *Conocephalum supradecompositum* sont considérées comme homologues des bourgeons hivernaux de *C. conicum.*

84-231 NISHIDA Y. and IWATSUKI Z. - Studies on the germination of propagules of *Isopterygium* (Musci). *Misc. Bryol. Lichenol.* 1982, 9(5): 105-110, 3 fig., en japonais, rés. angl.

84-232 SCHUSTER R.M. - Exogenous branching and its phylogenetic significance in Calobryales and Jungermanniales. *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 1-50, 6 fig. (Cryptog. Lab., Hadley, Massachusetts 01035 USA).

En étudiant les types de ramification, leur nomenclature et leur signification phylogénétique, les modes de ramification acroscopiques chez les Jungermanniales dont le type *Radula*, l'A. démontre que l'analyse sophistiquée des modalités de ramification et surtout la tendance à la réduction offrent un outil encore sous-exploité pour l'analyse phylogénétique et la spéculation chez les bryophytes.

VOIR AUSSI : *84-216, 84-218, 84-219, 84-221, 84-222, 84-223, 84-224, 84-225, 84-226, 84-240, 84-241, 84-247, 84-256, 84-258.*

CYTOLOGIE, ULTRASTRUCTURE

84-233 BROWN R.C., LEMMON B.E. and CAROTHERS Z.B. - Spore wall ultrastructure of *Sphagnum lescurii* Sull. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1982, 38(1/2): 99-107, 3 pl.

(Dept. Biol., Univ. Southwestern Louisiana, Lafayette LA 70504 USA).

Etude aux microscopes optique et électronique à balayage des différentes couches de la paroi sporale de *Sphagnum lescurii*. Cette stratification est unique chez les bryophytes.

84-234 FREY W. und RICHTER U. - Perforierte Hydroiden bei Laubmoosen ? *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 51-60, 21 fig. (Inst. Syst. Bot. Pflanzengeogr., Alteinstr. 6, D-1000 Berlin).

L'examen au MEB des tissus conducteurs d'eau des mousses tropicales du genre *Hypopterygium* permet de mettre en évidence, chez *H. commutatum*, des structures ressemblant à un plateau de perforations rondes de type *Ephedra*. Peu nombreuses, elles se situent surtout au niveau des ramifications.

84-235 TANAKA K. and INOUE S. - Chromosome numbers of fifteen liverwort species from Japan. *Misc. Bryol. Lichenol.* 1982, 9(4): 84-87, 1 fig., 1 tabl., en japonais, rés. angl.

Premier comptage chromosomique pour *Scapania ampliata* Steph. (n=9), *S. parvidens* Steph. (n=9), *Leptolejeunea elliptica* (Lehm. et Lindenb.) Spruce (n=9) et *Cololejeunea ornata* Evans (n=8).

PHYSIOLOGIE, CHIMIE

84-236 KAUFMAN P.B., DAYANANDAN P., THOMAS R.J., TAYLOR .J. and UMBERFIELD R.J. - Comparative analysis of rapid growth responses using three model systems : *Conocephalum* carpocephalum-stalk, *Pellia* seta and *Avena* internode. *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 195-201, 1 tabl., 2 pl. (Dept. Bot., Univ. Michigan, Ann Arbor MI 48109 USA).

Utilisation d'auxanomètres pour mesurer la croissance linéaire des entre-noeuds d'*Avena*, du pied de l'archégoniophore de *Conocephalum* et de la seta de *Pellia*, lors d'application de fusicoccine, d'acide gibbérellique et d'ac. indole-3-acétique. Mise en évidence, pour la première fois chez les hépatiques, de l'implication du transfert d'H^+ dans la stimulation de l'élongation cellulaire.

84-237 MUES R. - Flavone di-C-glycosides from the liverwort *Trichocolea tomentella* (L.) Dum. and their taxonomic significance. *J. Hattori Bot. Lab.* 1982, 51: 61-68, 2 tabl. (Fachbereich 16, Bot., Univ. Saarlandes, D-6600 Saarbrücken).

Noter la mise en évidence de races chimiques chez *Trichocolea tomentella*. Présence des flavones di-C-glycosides, en plus faible concentration, chez *T. hatcheri* Hodgs., *T. rigida* Schust. et *T. mollissima* (Hook. f. et Tayl.) Gott.

84-238 PRESS M.C. and LEE J.A. - Nitrate reduction activity of *Sphagnum* species in the South Pennines. *New Phytol.* 1982, 92(4): 487-494, 4 fig., 1 tabl. (Dept. Bot., Univ. Manchester, M13 9PL, U.K.).

En site pollué, la présence d'ammonium serait responsable d'une baisse d'activité de la nitrate réductase chez les Sphaignes.

REPARTITION, ECOLOGIE, SOCIOLOGIE

84-239 BACZURINA A.Th., ANDRIENKO T.L. - *Sphagnum riparium* (Sphagnaceae) in the Ukraine. *Bot. Žurn. (Moscow & Leningrad)* 1982, 67(11): 1506-1508, 1 fig., en russe (Inst. Bot., N.G. Kolodnogo AN SSR, Kiev, USSR).

84-240 BRUGUES M., CASAS C. y ALCARAZ M. - Estudio monográfico del orden Polytrichales en España. (Ensayo para una flora briológica española). *Acta Bot. Malacitana* 1982, 7: 45-86, 13 fig., cartes (III Simp. Nac. Bot. Criptog., Malága 1978)

(Dept. Bot., Fac. Ci., Univ. Autonoma de Barcelona, Bellaterra, España).

Clés aux genres et esp. des Polytrichaceae (7 *Polytrichum*, 3 *Pogonatum*, 2 *Atrichum* et 1 *Oligotrichum*) d'Espagne. Descr.,ill.,distr. en Espagne,de chaque taxon.

84-241 CASAS C. y OLIVA R. - Aportación al conocimiento de la brioflora de Andalucía noroccidental (Huelva, Sevilla y Cordoba). *Acta Bot. Malacitana* 1982, 7:97-117, 5 fig. (III Simp. Nac. Bot. Criptog., Malága 1978) (Dept. Fac. Ci., Univ. Autonoma de Barcelona, Bellaterra, España).

Historique des recherches bryol. en Andalousie. Liste des mousses avec loc., dont 43 taxons sont nouv. pour la région de Huelva, Sevilla et Cordoba. *Fissidens rufulus* Br. eur., *Tortula laevipila* var. *saccardoana* (De Not.) Bark., *T. muralis* var. *baetica* var. nov., *Trichostomopsis trivialis* (C. Müll.) Robins sont nouv. pour l'Espagne. Notes morphol. et distr. en Espagne pour certains taxons.

84-242 CASAS DE PUIG G., FUERTES E., SIMO R.M. y VARO J. - Aportación al conocimiento de la flora briológica española. Notula IV: Las Sierras de Jabalambre y Gúdar (Teruel). *Acta Bot. Malacitana* 1982, 7:119-140, 5 fig. (III Simp. Nac. Bot. Criptog., Malága 1978) (Ibidem).

Liste de 17 hépatiques et 125 mousses récoltées dans les Sierra Jabalambre et Gúdar en 1976. Distr. en Espagne de certains taxons.

84-243 CROS R.M. - Algunos briofitos interesantes para la flora Balear. *Acta Bot. Malacitana* 1982, 7:141-149, 1 carte (III Simp. Nac. Bot. Criptog., Malága 1978) (Dept. Bot., Fac. Ci., Univ. Autonoma de Barcelona, Bellaterra, España).

Liste des hépatiques et mousses avec loc. et groupements floristiques d'Ibiza et Formentera. Distr. dans le bassin méditerranéen de *Riella helicophylla* Mont. nouv. pour les iles ibériques. *Fissidens exilis* Hedw. serait nouv. pour cette même région.

84-244 DE ZUTTERE Ph. et SCHUMACKER R. - Bryophytes nouvelles, méconnues, rares, menacées ou disparues de Belgique. Ministère de la Région Wallonne, Service de la Conservation de la Nature. Travaux 1984, 13: 1-160, 9 fig., 40 cartes (Univ. Liège, Station Sci. Hautes-Fagnes, Mont-Rigi, B-4898 Robertville).

Catalogue de 308 bryophytes nouvelles (depuis 1969, 60 taxons), méconnues, rares, menacées (66 taxons manifestent une régression), ou disparues (50 taxons) parmi les 662 bryophytes de la flore belge. Pour chaque taxon : synonymes, habitat,écol., appartenance à un élément phytogéographique, statut du taxon en Belgique (menacé, rare ...). 40 taxons sont cartographiés. Il faut noter que 31 taxons sont à rayer de la flore belge; 59 taxons considérés comme disparus par DEMARET et LAMBINON en 1969 ont été retrouvés. Les auteurs font remarquer que des mesures de protection et de prospection plus rigoureuses permettront de sauvegarder et mettre en valeur la bryoflore belge. Bibliographie (7 1/2 p.),index (10p.).

84-245 FUERTES LASALA E., LADERO ALVAREZ M. y NAVARRO ARANDA C. - Notas briológicas de la Provincia de Vizcaya. I. Estudio de las comunidades de esfagnos del Puerto de Urquiola. *Acta Bot. Malacitana* 1982, 7: 181-191, 3 tabl. (III Simp. Nac. Bot. Criptog., Malága 1978) (Dept. Bot., Fac. Farmacia, Univ. Complutense, Madrid 3, España).

Catalogue des 10 esp. de Sphaignes dont 8 sont nouv. pour Vizcaya; syntaxonomie des tourbières de Puerto de Urquiola. Descr. de l'*Heledo-Sphagnetum sphagnetosum crassicladi* subass. nov.

84-246 GUERRA J. - Estudio briofitico de los Macizos serpentínicos de Sierra Bermeja y Sierra de Aguas (Malaga, España). *Acta Bot. Malacitana* 1982, 7: 151-171, 6 tabl. (III Simp. Nac. Bot. Criptog., Malága 1978) (Dept. Bot., Fac. Ci., Malaga, España).

Catalogue des mousses et hépatiques avec hab. et loc. de 2 massifs peridotiti-

ques de la Péninsule ibérique. Phytosociol. des groupements muscinaux saxicoles et terricoles de ces 2 massifs. Descr. du *Trichostomo littoralis - Orthothecietum durieui* ass. nov.

84-247 HASEGAWA J. - Note on Samoan species of *Dendroceros*. *Misc. Bryol. Lichenol.* 1982, 9(5): 97-100, 1 fig. (Lab. Appl. Bot., Fac. Agric., Kyoto Univ., Kitashirakawa-Oikawe-cho, Kyoto 606 Japan).

Notes taxonom.,morphol. et écol. pour 5 taxons de *Dendroceros* récoltés à Samoa.

84-248 JELENC F. - Les bryophytes du département de la Creuse. S.l., offert par l'auteur, 1984. 136 p. (97 rue A. Fradin, F-86100 Châtellerault).

Court historique sur les recherches bryologiques dans le département de la Creuse (noter une courte notice sur Claude SARRASSAT (1877-1945) dont l'herbier à été légué par son fils à F. Jelenc). Données géographiques, phytogéogr. du département. Catalogue de 431 esp. et 95 taxons infraspécifiques, en ordre systématique, avec bibliographie, localités en Creuse, habitat. L'auteur a souligné les taxons non présents dans les travaux de Sarrassat. Index des communes avec loc. s'y rapportant (8p.); index des espèces (7p.).

84-249 KANDA H. - Ecology of some mosses in East Antarctica. *Proc. Bryol. Soc. Japan* 1981, 3(3): 33-34, 1 fig., en japonais, rés. angl. (Natl. Inst. Polar Res., 9-10 Kaga 1-chome, Itabashi-ku, Tokyo 173 Japan).

84-250 KANDA H. - Some problems on the future ecological study of mosses in the Syowa Station Area, East Antarctica. *Antarctic Record* 1981, 73: 134-140 (Ibidem).

Le mécanisme de l'installation des mousses, l'analyse des relations nutritives sol-mousses, la formation des rhizoïdes, les variations des caractères morphol., la maturation des sporophytes sont autant de problèmes qui se posent à l'étude de l'écologie des mousses dans cette région arctique.

84-251 KANNUKENE L. - The list of mosses of the Island Vilsandi. *Folia Cryptog. Estonica* 1981, 14: 5-8 (Dept. Pl. Taxon. & Ecol., Tartu State Univ., Su 202400 Tartu, Michurin Str. 40, Estonian SSR, USSR).

Liste de 98 esp. avec habitat de l'île de Vilsandi.

84-252 PÓCS T. - Central african hepaticae collected by M. Assel. *Folia Hist. Nat. Mus. Matr.* 1980, 6: 73-81 (Inst. Bot., Hung. Acad. Sci., H-2163 Vácrátót).

Liste de 54 esp. avec loc. en Afrique centrale, dont 32 sont nouv. pour la Rép. Centrafricaine et 19 pour la Rép. du Congo. Notes écologiques.

84-253 PÓCS T. - An epiphyllous liverwort community from the Caucasus mountains. *Bryol. Beitr.* 1982, 1: 13-22, 1 tabl., 1 carte, 1 fig. (Ibidem).

Descr. du *Lejeuneto-Raduletum lindenbergianae* ass. nov., épiphylle sur *Buxus colchica*, dans la partie européenne du Caucase.

84-254 POSPÍŠIL V. und POSPÍŠILOVÁ L. - Die Moose der Spišská Magura in West-Karpaten. *Čas. Moravsk. Mus. Věd. Přír.* 1982, 67:87-118 (Bot. Abt., Moravské Muzeum, Brno, Tschechoslowakei).

Récoltes bryol. dans les Mts Pišská Magura (Slovaquie E) entre 1976 et 1981. Liste de 234 esp. avec loc.; sociobryol. de la région.

84-255 SEKI T., KANDA H., ANDO H. and MATSUDA T. - Floristic comparison among the moss floras of the subantarctic region in Chile. *Proc. Bryol. Soc. Japan* 1981, 3(3): 40-43, 1 tabl., en japonais, rés. angl.

Bryoflores de Petrohue et de la péninsule de Brunswick.

84-256 SÉRGIO C. - Contribução para o conhocimento do genero *Ephemerum* Hampe na Peninsula iberica. *Acta Bot. Malacitana* 1982, 7: 87-96, 5 fig. (III Simp. Nac. Bot. Criptog., Malága 1978) (Inst. Bot., Fac. Ci., Univ. Lisboa, Lisboa, Portugal).

Clé, descr., ill., notes écol. et phytogéogr., distr. des 4 esp. d'*Ephemerum* dans la Péninsule ibérique.

84-257 VARO J. y GIL J.A. - La alianza *Cardaminion* en Sierra Nevada (España). *Acta Bot. Malacitana* 1982, 7: 173-179, 2 tabl. (III Simp. Nac. Bot. Criptog., Malága 1978) (Dept. Bot., Fac. Ci., Univ. Granada, Granada, España).

Descr. du *Bryo pseudotriquetri - Plagiomnietum undulatae* ass. nov. et du *Pellio epiphyllae - Plagiomnietum rostratae* ass. nov. de l'all. du *Cardaminion*.

84-258 VITAL D.M. - Erpodiaceae (Musci) do Brasil. Campinas, reimp. 1981, 135 p., 24 fig. (Area Biol. Veg., Univ. Estad. Campinas "Unicamp", Campinas, Brasil).

Taxonom., caractères, clés de la famille des Erpodiaceae. Clé aux *Erpodium*. Taxonomie, descr., distr. géogr. au Brésil, spécimens examinés, notes pour les 6 *Erpodium* et *Aulacopilum glaucum* Wils. (genre nouv. pour le Brésil). 4 *Erpodium* sont nouv. pour le Brésil. Noter *A. tumidulum* Thwait. et Mitt. ex Mitt. syn. de *A. glaucum* Wils.

VOIR AUSSI : *84-216, 84-219, 84-221, 84-222, 84-223, 84-224, 84-225, 84-226, 84-227.*

PALEOBRYOLOGIE

VOIR : *84-218.*

POLLUTION

VOIR : *84-238.*

TECHNIQUES

84-259 HIRANO J. - An improvment of the synthetic culture medium for the thallus of an *Anthoceros, Phaeoceros miyakeanus* (Schiffn.) Hatt. *Misc. Bryol. Lichenol.* 1982, 9(5): 103-104, 1 fig. (Hattori Bot. Lab., Obi, Nichinan-shi, Miyazaki-ken 889-25 Japan).

DOCUMENTATION

84-260 SAYRE G. - Index to the moss herbarium of William Starling Sullivant (1803-1873). Cambridge (USA), Farlow Herbarium, May 1984. 117p. (Farlow Herbarium, Harvard University, Cambridge, Massachusetts 02138 USA).

Histoire et description de l'herbier de W.S. Sullivant, qui comprend 10800 spécimens (avec des spécimens de W.P. Schimper, R. Spruce, J.D. Hooker, J.F.C. Montagne, C.F. Schwaegrichen et C. Müller). Cet index alphabétique par espèces comprend aussi les exsiccata Musci Alleghanienses de Sullivant. Chaque espèce renvoie au numéro de la chemise d'herbier et au genre.

VOIR AUSSI : *84-241, 84-248.*

BIBLIOGRAPHIE LICHENOLOGIQUE

D. LAMY*

SYSTEMATIQUE, NOMENCLATURE

84-261 KNOX M.D.E. and BRUSSE F.A. - New Xanthoparmeliae (Lichenes) from Southern and Central Africa. *J. South Africa Bot.* 1983, 49(2): 143-160, 11 fig., 1 tabl. (Dept. Bot., Univ. Witwatersrand, 1 Jan Smuts Ave., Johannesburg 2001, R.S.A.).

Diagn., descr., ill. de 10 esp. nouv. : *X. aggregata* Knox, *X. cedrus-montana* Brusse, *X. dysprosa* Brusse et Knox, *X. ianthina* Brusse, *X. karoo* Knox et Brusse, et *X. leucostigma* Brusse de Karoo et du Cap W, *X. cylindriloba* Knox et *X. heldergii* Knox du Kenya, *X. fucina* Knox du Zimbabwe, *X. walteri* Knox de SW Africa/Namibia. *X. exornata* (Zahlbr.) Brusse et Knox comb. nouv. (=*Parmelia conturbata* var.).

84-262 SIPMAN H.J.M. - A monograph of the lichen family Megalosporaceae. *Biblioth. Lichenol.* 1983, 18: 1-241, 24 pl., 53 fig., 5 tabl. (Inst. Syst. Plantkunde, Heidelberglaan 2, 3504 CS Utrecht, Netherlands).

Taxonomie de la famille des Megalosporaceae (Lecanorales, Ascomycètes lichénisés) sur la base de la morphologie, de l'anatomie, de la chimie du thalle, des apothécies et de l'ontogénie de l'apothécie. 3 genres sont définis : *Austroblastenia* gen. nov., présent en Australie et en Nouv.-Zélande et comprenant : *A. pauciseptata* (Shirley)c.n. (=*Heterothecium*) et *A. pupa* sp. nov. de Nouv.-Zélande; *Megaloblastenia* gen. nov. présent en Australie, Nouv.-Zélande et Amérique du Sud, comprenant: *M. flavidoatra* (Nyl.)c.n. (=*Lecidea*), *M. marginiflexa* (Hook. et Tayl.) c.n. (= *Lecidea*), *M. m.* var. *dimota* (Malme) c.n. (= *Megalospora d.*); *Megalospora* Meyen concentré en Australasie, nouvellement délimité ce genre comprend 25 esp. (esp.-type : *M. sulphurata*). Taxons nouv. dans ce genre : *M. atrorubicans* ssp. *australis*, *M. a.* ssp. *sendaiensis* (Räs.) (= *Psorothecium a.* var.), *M. bartlettii*, *M. gompholoma* (Müll. Arg.) (=*Patellaria*), *M. g.* ssp. *fuscolineata*, *M. granulans*, *M. hillii*, *M. weberi*, *M. campylospora* (Stirt.) (= *Lecidea*), *M. knightii*, *M. subtuberculosa* (Knight) (=*Lecidea versicolor* var.), *M. coccodes* (Bél.) (=*Parmelia*), *M. c.* ssp. *nigricans* (Müll. Arg.) (=*Lecania amplificans* var.), *M. maderensis* (Krempelh.) (= *Lecanora amplificans* var.), *M. pachycheila* (Tuck.) (=*Lecidea*), *M. pruinata* (Müll. Arg.) (=*Patellaria*), *M. p.* ssp. *fusca*, *M. p.* ssp. *lamii* (Groenh.) (=*Bombyliospora*), *M. thomensis* (Nyl.) (=*Lecidea*), *M. albescens*, *M. australiensis* (Müll. Arg.) (=*Patellaria*), *M. halei*, *M. lopadioides*, *M. queenslandica*. Espèces exclues : *Megalospora isidiza* Makhija et Nagarka, *M. versicolor* var. *microcarpa* A. Zahlbr., *Lecanora versicolor* Fée et des *Megalospora* décrits par Zahlbr. appartenant au genre *Catinaria*, *Lecania sulphureofusca* (Fée) Müll. Arg., *Mycoblastus*, et quelques autres espèces précédemment inclues dans le genre *Megalospora*. Esp. douteuses. Pour chaque taxon : description, ill., chimie, synonymie, écol. et distr. Ecologie, habitat et évolution de la famille des Megalosporaceae.

84-263 STEVENS G.N. - Clarification of the name *Ramalina linearis*. *Lichenologist* 1983, 15(1): 89-101, 1 fig. (Bot. Dept., Univ. Queensland, St Lucia, Queensland 4067, Australia).

* Lab. Cryptogamie, 12 rue Buffon, F-75005 Paris.

Cryptogamie, Bryol. Lichénol., 1984, 5, 4: 411-413.

Il apparaît que *Ramalina linearis* est restreint à la Nouv.-Zélande et à Tahiti. Cependant, le matériel néozélandais étiquetté *R. linearis* est souvent mal déterminé. Si *R. linearis* était seulement de Tahiti, l'esp. aurait des ancêtres dans le groupe de *R. leiodea*.

VOIR AUSSI : *84-269*.

MORPHOLOGIE, ANATOMIE

84-264 ANGLESEA D., GREENHALGH G.H. and VELTKAMP C.J. - The structure of the thallus tip in *Usnea subfloridana*. *Lichenologist* 1983, 15(1): 73-80, 2 tabl., 2 fig. (Dept. Biol., City of Liverpool College of Higher Educ., Prescot, Merseyside L34 1NT, U.K.).

Structure du cortex et division cellulaire du phycobionte observées au microscope électronique à balayage.

84-265 HONEGGER R. - The ascus apex in lichenized fungi IV. *Baeomyces* and *Icmadophila* in comparison with *Cladonia* (Lecanorales) and the non-lichenized *Leotia* (Helotiales). *Lichenologist* 1983, 15(1): 57-71, 7 fig. (Cytol. Dept., Inst. Pl. Biol., Univ. Zürich, CH-8008 Zürich).

En même temps que des différences notables dans la structure et le fonctionnement de l'asque, des divergences cytologiques sont mises en évidence entre les Baeomycetaceae et *Leotia* d'une part et les Cladoniaceae d'autre part. Prés. de glycogène chez les Baeomycetaceae et *Leotia*, absence chez les Cladoniaceae et autres membres des Lecanorineae. Différences dans la préférence du phycobionte et dans le contact mycobionte-phycobionte chez les Baeomycetaceae et les Cladoniaceae. Confirmation des thèses de M. Chadefaud.

VOIR AUSSI : *84-261*, *84-262*, *84-273*.

PHYSIOLOGIE, CHIMIE

84-266 BAILEY C. and LARSON D.W. - Water quality and pH effects on *Umbilicaria mammulata* (Ach.) Tuck. *Bryologist* "1982" 1983, 85(4): 431-437, 3 tabl., 3 fig. (Dept. Bot. & Genetics, Univ. Guelph, Guelph, Ontario, Canada N1G 2W1).

Le pH et la qualité de l'eau ont relativement peu d'influence sur les pourcentages d'échanges gazeux chez *Umbilicaria mammulata*, mais ils ont une grande influence sur l'échange net de CO_2.

84-267 BROWN D., MCFARLANE J.D. and KERSHAW K.A. - Physiological environmental interactions in lichens XVI. A re-examination of resaturation-respiration phenomena. *New Phytol.* 1983, 93(2): 237-246, 1 tabl., 9 fig. (Dept. Biol., McMaster Univ., Hamilton, Ontario, Canada).

Nouvel examen de la respiration chez *Peltigera polydactyla*, *P. praetextata* et *Nostoc commune* par l'analyse gazeuse sous infra-rouge. Impact écologique.

84-268 COXSON D.S., BROWN D. and KERSHAW K.A. - The interaction between CO_2 diffusion and the degree of thallus hydration in lichens : some further comments. *New Phytol.* 1983, 93(2): 247-260, 9 fig. (Dept. Biol., McMaster Univ., Hamilton, Ontario, Canada).

Etude des modes d'échanges gazeux, en réponse aux changements de degré d'hydratation de plusieurs esp. de lichens, et des effets du CO_2 disponible sur la photosynthèse nette. Mise en question de la correlation entre les exigences mésiques du lichen et son mode de réponse photosynthétique au degré d'hydratation du thalle.

84-269 HANKO B. - Die Chemotypen der Flechtengattung *Pertusaria* in Europa. *Biblioth. Lichenol.* 1983, 19: 1-297 (+ 42p.), 59 fig., [redacted] cartes, 2 tabl.

La chromatographie en couche mince, la spectrométrie de masse pour les xanthones, la photométrie et le chromatogramme spectral pour quelques produits permettent de mettre en évidence 23 composés principaux chez *Pertusaria*. Les acides aliphatiques (dérivés γ-lactones) sont présents dans le genre, ainsi que les p-depsides du type orcinol avec de longues chaînes latérales aliphatiques. Comparaison avec les *Pertusaria* d'Amérique du Nord. Les taxons étudiés sont regroupés en 21 chimiotypes. Il faut noter l'exclusion de 23 taxons du genre, et que les échantillons proviennent d'herbiers, notamment de celui de C.F.E. Erichsen.

VOIR AUSSI : *84-262, 84-265.*

SYNTHESE LICHENIQUE

VOIR : *84-265, 84-273.*

REPARTITION, ECOLOGIE, SOCIOLOGIE

84-270 AHTI T. - Lichens. In:SOUTH G.R., Biogeography and ecology of the Island of Newfoundland. *Monographiae Biologicae* 1983, 43; 319-360 (Botanical Museum, Univ. Helsinki, Unioninkatu 44, SF-00170 Helsinki 17).

Eléments phytogéogr. auxquels appartiennent les lichens de l'île de Terre-Neuve. Descr. des communautés terrestres, corticoles, lignicoles, saxicoles. Influence de la pollution et du caribou.

84-271 HAYWARD B.W. and HAYWARD G.C. - Lichens on Rakitu (Arid) Island, north-east New Zealand. *Tane* 1982, 82: 125-133, 2 fig. (New Zealand Geol. Surv., P.O. Box 30368, Lower Hutt, New Zealand).

Descr. de l'île de Rakitu. Liste de 124 esp. Diversité de l'habitat. 16 esp. sont nouv. pour l'île (dont *Parmelia erumpens, Hypotrachyna formosana* et *Ramalina geniculata*). Extension d'aire vers le nord pour *Graphina monospora*.

84-272 LOPEZ-FIGUEIRAS M. - Contribution to the lichen flora of Venezuela IV. *Phytologia* 1982, 51(6): 423-429 (Dept. Bot., Fac. Farmacia, Univ. Los Andes, Mérida, Venezuela).

Liste avec loc. de lichens récoltés dans la région NW du Venezuela.

VOIR AUSSI: *84-261, 84-262, 84-267, 84-268, 84-273.*

OUVRAGES GENERAUX

84-273 HAWKSWORTH D.L. and HILL D.J. - The lichen-forming Fungi. Glasgow and London: Blackie, 1984. vii+158p., ill. (CMI, Kew, U.K.).

Les associations lichéniques sont revues dans le contexte d'un enseignement biologique et biogéographique. Les données récentes sur le port du lichen (symbiontes), la structure du thalle, sa reproduction, son métabolisme et sa physiologie, la dispersion, l'écologie, la sociologie et la biogéographie, les aspects chimiques et le rôle des lichens comme indicateurs de pollution sont exposés dans ce livre simple et pratique. Une bibliographie de 7p. et un index de 10p. complètent cet ouvrage

INDEX DU TOME V

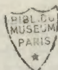
compilé par D. LAMY

Il ne figure que la première page de l'article dans lequel est cité le taxon. Les nouveautés taxonomiques sont indiquées en italiques. Les taxons cités en synonymie ou comme basionyme sont indiqués par "syn." ou "bas.". Lorsque le numéro de page est suivi d'un nom de région, le taxon est considéré comme nouveau pour celle-ci (ex. : Acaulon triquetrum, 289 Navarre).

BRYOPHYTES

LICHENS

TABLE DU TOME CINQ



Commission paritaire 15-9-1981 - N° 58611
Dépôt légal n° 12257 - Imprimerie de Montligeon
Sorti des presses le 28 décembre 1984

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

